

Mitt. Bot. München 20	p. 205 - 428	15.11.1984	ISSN 0006-8179
-----------------------	--------------	------------	----------------

**SYSTEMATISCHE UNTERSUCHUNGEN**  
**AN MITTELEUROPAISCHEN POLYGALA - ARTEN**  
**VON**  
**G. R. HEUBL**

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung .....	205
2. Historischer Überblick .....	208
3. Material und Methodik .....	210
4. Morphologische Merkmale .....	212
5. Nervatur der Flügel .....	218
6. Kultur, Keimung und weitere Entwicklung .....	222
7. Variabilität und Modifikabilität .....	228
8. Karyologie .....	229
9. Blütenökologie und Hybridisierung .....	234
10. Pollenstatistik .....	241
11. Samenuntersuchungen .....	247
12. Phytochemische Analysen .....	251
13. Bestimmungsschlüssel .....	254
14. Gliederung und Abgrenzung der Sippen: Diagnosen der Arten, Chromosomenzahlen, Areale und Ökologie .....	260
14.1. <i>P. amara</i> -Gruppe .....	261
14.2. <i>P. alpestris</i> -Gruppe .....	318
14.3. <i>P. alpina</i> .....	335
14.4. <i>P. vulgaris</i> -Gruppe .....	341
14.5. <i>P. comosa</i> .....	394
15. Diskussion .....	404
16. Raum-zeitliche Entfaltung .....	412
17. Zusammenfassung .....	418
18. Summary .....	421
19. Literaturverzeichnis .....	424



## 1. Einleitung

Von der fast weltweit verbreiteten Gattung *Polygala* - mit über 500 Arten die größte der Familie - sind nach unserem gegenwärtigen Wissensstand etwa 33 Arten in Europa vertreten. Trotz dieser verhältnismäßig geringen Artenzahl existieren auch hier komplexe Formenkreise, die in den Floren seit jeher als besonders kritisch vermerkt werden. Dies trifft insbesondere für den *P. vulgaris-amara* Sippenkomplex zu, dessen taxonomische Gliederung große Schwierigkeiten bereitet. Die Ursachen hierfür sind vor allem in der Variabilität der Merkmale zu suchen, die wiederum eine ausgeprägte Polymorphie einzelner Sippen bedingen. So ist es nicht verwunderlich, daß die Zahl der beschriebenen Taxa die der tatsächlich existierenden Arten weit übersteigt und die daraus resultierenden Unsicherheiten über die Verbreitung einzelner Sippen kontinuierlich das Schrifttum durchziehen.

Auch die bisher bekannt gewordenen Chromosomenzahlen sind teilweise sehr widersprüchlich und keinesfalls geeignet, die taxonomische Problematik aufzuhellen. So liegen unsere Kenntnisse über die genetischen Mechanismen der Sippendifferenzierung sowie die Bedeutung der Hybridisierung, vor allem im Zusammenhang mit Polyploidisierung, noch weitgehend im Verborgenen.

In Anbetracht der eben skizzierten Situation schien eine erneute Revision dieses kritischen Formenkreises mit entsprechend vielseitigen und modernen Untersuchungsmethoden dringend geboten. Den Kern der Arbeit bildeten erwartungsgemäß die karyologischen Studien, die durch eingehende Merkmalsanalysen sowie durch ökologische Beobachtungen und Kulturversuche ergänzt wurden. Zusätzlich wurden auch palynologische sowie samenanatomische Untersuchungen durchgeführt. Da insbesondere bei merkmalsarmen oder stark retikulaten Formenkreisen auch phytochemische Merkmale zur Charakterisierung einzelner Taxa sowie zur Aufklärung der verwandtschaftlichen Beziehungen herangezogen werden, schien es sinnvoll die bisher kaum beachteten terpenoiden Inhaltsstoffe näher zu analysieren. Ansatzpunkt für diese Untersuchungen war die Tatsache, daß alle Sippen aus der *P. amara*-Gruppe durch das Vorkommen von Bitterstoff ("Polygamarin") ausgezeichnet sind, ein sensorisches Merkmal, das in fast alle Bestimmungsbücher Eingang gefunden hat.



Hier schien nicht nur ein chemotaxonomisches Problem anzustehen, sondern auch die Notwendigkeit gegeben, dieses Merkmal zuerst in seiner chemischen Struktur zu erfassen.

Zur Verwirklichung dieser Arbeitsziele wurden im Rahmen mehrerer Exkursionen über 400 Wildpflanzen von nahezu allen interessierenden Arten lebend gesammelt und in Kultur genommen. Durch die Auswertung eines umfangreichen Herbarmaterials konnte das Bild im Hinblick auf die Abgrenzung und Verbreitung der Sippen vervollständigt werden, wodurch schließlich die Grundlage zu einer brauchbaren Aufgliederung des *P.vulgaris-amara* Formenkreises geschaffen wurde.

Zum Gelingen dieser Arbeit wurde mir von vielen Seiten Unterstützung zuteil. Allen voran möchte ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr.H.Merxmüller für die Themenstellung, für sein Interesse am Fortgang der Arbeit, für seine Diskussionsbereitschaft sowie für sein großzügiges Verständnis selbständigem Arbeiten gegenüber meine Dankbarkeit zum Ausdruck bringen.

Mein Dank gilt auch Herrn Prof.Dr.H.Wagner und Herrn Prof.Dr.H.Scheer, die mir wertvolle Ratschläge bei den phytochemischen Untersuchungen gaben und bereitwillig alle Institutseinrichtungen zur Verfügung stellten. Zu Dank verpflichtet bin ich ferner Herrn Prof.Dr.J.Grau sowie Herrn Prof.Dr.G.Lang (Bern) für die Durchführung der REM-Analysen. Herrn Dr.E.Sauer (Saarbrücken) sowie Frl.Tholl habe ich für die Einsichtnahme in ihre Diplomarbeit (1982,unpubl.) zu danken. Herrn Prof.Dr.D.Podlech sowie meinen Kollegen Herrn Dr.M.Erben und Dr.M.Bolliger danke ich für ihre bereitwillige Hilfe bei methodischen und nomenklatorischen Problemen. Herrn Liedl und Frl. Scherrer möchte ich für die Entwicklung der Fotos und Frl. Wick für wichtige Präparationen danken.

Großen Dank schulde ich auch der Studienstiftung des Deutschen Volkes, die mir ein Promotionsstipendium gewährte und einen Reisekostenzuschuß bewilligte.

Ganz besonderer Dank gebührt meiner Frau Waltraud, die als unermüdliche Reisebegleiterin so manche Geländestrapaze auf sich nahm, sowie meinen Eltern, die den Fortgang der Arbeit mit Interesse verfolgten und sich bereitwillig für so manche "Spezialtour" in den Alpen zur Beschaffung von Lebendmaterial zur Verfügung stellten.



Nicht zuletzt möchte ich allen jenen danken, die durch das Mitbringen von Lebendmaterial, die Kultur einer so großen Anzahl Pflanzen ermöglicht haben, insbesondere Herrn E. Albertshofer sowie Herrn Dr. W. Lippert, Dr. M. Bolliger, Dr. P. Döbbeler, Dr. E. Krach, Dr. T. Feurer, I. Haesler, B. Köpf und A. Schwab.

Allen, die mit Rat und Tat mitgeholfen haben sei an dieser Stelle nochmals herzlichst gedankt.

Für die umfangreichen Studien an Herbarmaterial standen Belege aus folgenden Herbarien und Institutionen zur Verfügung: BP, BR, CLF, ER, G, GOET, GZU, KR, L, M, NAM, REG, STU, TUB, W, WB, WU, Z, ZT. Den Herren Direktoren der genannten Sammlungen danke ich für ihr Entgegenkommen. Daneben wurden noch folgende Privatherbarien revidiert: A. Bresinsky (Br), K. P. Buttler (Bu), E. Dörr (Dö), C. Kimmel (Ki), E. Krach (Kr), L. Meierott (Me), E. Schäfer (Sf), W. Sauer (Sa), J. Wenninger (We) und W. Winterhoff (Wi).

## 2. Historischer Überblick

Die erste Kenntnis des *Polygala vulgaris-amara* Formenkreises geht bis auf C. v. LINNÉ zurück, der in seiner "Species Plantarum ed. 1" (1753) die bereits von BAUHIN (1673) sowie von VAILLANT (1727) geprägte *P. vulgaris* übernahm. Von dieser Art trennte er in "Systema Naturae ed. 10" (1759) eine Sippe mit "foliis radicalibus obovatis" ab, die er *P. amara* L. benannte. Da in der Folgezeit zahlreiche neue Taxa um diese LINNÉ'schen Arten beschrieben wurden, ließen erste Gliederungsversuche nicht lange auf sich warten. So teilte DE CANDOLLE (1815) in "Flore Française" *P. vulgaris* in 6 Unterarten auf. REICHENBACH (1823), dem wir die erste synthetische Darstellung der europäischen *Polygala*-Arten verdanken, trennte in seiner "Iconographia botanica seu Plantae criticae" von *P. vulgaris* eine *P. oxyptera* ab, deren taxonomischer Wert aber in den "Icones Flora Germanicae et Helveticae" (1858) in Frage gestellt wird. Einen bedeutenden Schritt vorwärts brachte die monographische Bearbeitung der Gattung durch CHODAT (1893), in die wichtige Vorarbeiten des Verfassers selbst sowie zahlreiche Einzelstudien anderer Autoren (A. W. BENNETT 1878, v. BORBÁS 1892, HAUSSKNECHT 1892) eingeflossen sind. Die Vorstellung, daß *P. vulgaris* wohl keine einheitliche Spezies darstellt, hatte zur Folge, daß ROUY & FOUCAUD (1896) in ihrer "Flore de France" zahlreiche Unterarten aufstellten.



Obwohl in der Folgezeit eine gewisse Stagnation vor allem in der Bearbeitung der kritischen Formenkreise eintrat, dürfen die lokal begrenzten Studien von HOLZNER und NÄGELE (1910) über "Bayerische Polygalaceen" sowie die Abhandlung von FREIBERG (1911) über "die Polygalaceen der Rheinprovinz" nicht unerwähnt bleiben, die sich sehr detailliert mit der Formenvielfalt und ihrer taxonomischen Bewertung auseinandersetzten. Auch HEGI (1925) sowie die zusammenfassende Übersicht in ASCHERSON und GRAEBNER's "Synopsis der mitteleuropäischen Flora" (1929) gehen recht ausführlich auf die Systematik und Nomenklatur der kritischen Formenkreise ein, jedoch zeigt sich an diesen umfangreichen Darstellungen bereits eine gewisse Resignation der Autoren in der Bewertung der zahllosen taxonomischen Einheiten.

In hohem Grade beachtenswert und richtungsweisend können die Untersuchungen von PAWLOWSKI (1958) an polnischen *Polygala*-Sippen angesehen werden. In dieser ausschließlich morphologisch orientierten Arbeit wurden zahlreiche Merkmale erstmals mit biostatistischen Methoden erfaßt, auf ihren taxonomischen Wert hin überprüft und auch Angaben über die chorologischen Verhältnisse gemacht.

Die von ihm erarbeiteten Unterscheidungskriterien wurden dann auch in die neueren Florenwerke übernommen, wobei RAUH und SENGHAS (1982) sowie OBERDORFER (1979) *P. vulgaris* und *P. oxyptera* als Unterarten führen, ROTHMALER (1981) sie jedoch als Arten der Sammelart *P. vulgaris* behandelt. Letzterer Ansicht schließen sich auch HESS, LANDOLT und HIRZEL (1976) in ihrer "Flora der Schweiz" an.

Auch McNEILL (1968) geht in seiner Bearbeitung der Gattung *Polygala* in "Flora Europaea" auf die taxonomische Unsicherheit bei der Bewertung von *P. oxyptera* ein, wobei er anmerkt, daß diese Sippe in einigen Regionen (Polen) konstant, in anderen (England) jedoch sehr variabel ist.

An jüngeren Arbeiten seien lediglich noch die Bemerkungen von MELZER (1965), FÖRSTER (1968) und FEARN (1975) erwähnt, die auf die Problematik der kritischen Übergangsformen hinweisen.



### 3. Material und Methoden

Auf mehreren Exkursionen im Alpenraum sowie in den angrenzenden Gebieten wurden in den Jahren 1980-83 von ca. 400 Wildstandorten lebende Pflanzen gesammelt, in den Botanischen Garten München verpflanzt und im Freiland kultiviert. Ein kleiner Teil der Pflanzen wurde aus Samen herangezogen. Für die Kultur wurden im Gelände von jeder Population etwa 10 Pflanzen entnommen, an Ort und Stelle von Begleitwuchs befreit und in Muttererde eingetopft. Durch sofortiges Angießen sowie starkes Zurückschneiden der Pflanzen war es möglich, das Sammelmaterial während längerer Reisen am Leben zu erhalten. Eine Aufbewahrung in Plastiktüten hat sich als wenig vorteilhaft erwiesen. Als Kultursubstrat wurde ein Gemisch aus Lehmerde-Sand-Torf im Verhältnis 2:1:1 verwendet, dem etwa 10 % Mutterboden zugemischt wurde.

Die meisten Pflanzen wuchsen im Laufe von ca. 2 Wochen gut an und bildeten im Gegensatz zum natürlichen Standort ein ausgedehntes Wurzelgeflecht. Die Einzelpflanzen wurden in Töpfen gezogen, diese in einem Anzuchtkasten in Sand eingesenkt und den ganzen Sommer über beschattet. Eine ständige Belüftung sowie reichliches Gießen während der warmen Jahreszeit erwiesen sich für das Pflanzenwachstum sehr günstig. Trotzdem ließ es sich nicht vermeiden, daß viele alpine Pflanzen nach kurzer Zeit eingingen. Zu besonders hohen Ausfällen führten die winterlichen Einflüsse, obwohl im Freiland für ausreichenden Schutz gesorgt war. Hier erwies sich auch die Übersiedelung ins Gewächshaus als keine brauchbare Lösung.

Die karyologischen Untersuchungen erfolgten zum größten Teil an Zellen des Wurzelspitzen-Meristems. Dazu wurden in den Morgenstunden abgenommene Wurzelspitzen 2-3 Stunden in gekühlter Lösung von 0,002 mol Hydroxychinolin vorbehandelt und anschließend mit CARNOY (Alkohol:Eisessig 3:1) fixiert. Nach 10-minütiger Hydrolyse mit 1N HCl bei 60°C im Thermostaten wurde mit Feulgen gefärbt und die Wurzelspitzen in einem Tropfen Orcein-Eisessig in üblicher Weise zu Quetschpräparaten verarbeitet. Für die Meiose-Studien wurden junge Infloreszenzen in CARNOY fixiert. Aus den Blüten wurden die Antheren frei präpariert, in KE leicht erwärmt und Quetschpräparate angefertigt.



Zur Durchführung der pollenmorphologischen Untersuchungen wurden junge Blüten von Herbarbelegen abgenommen, die Antheren freigelegt und der Pollen kurzzeitig in KE erwärmt. Für die Ermittlung der palynologischen Daten wurden jeweils 25 Pollenkörner ausgewertet. Zur kontrastreichen Darstellung der Oberflächenstrukturen wurde alternativ auch mit Lactophenol-Baumwollblau gefärbt.

Für die Untersuchungen standen ein Standard-Mikroskop sowie ein Fotomikroskop der Firma Zeiss, ein Wild-Stereomikroskop und ein Scanning-Elektronen-Mikroskop vom Typ Jeol T-300 zur Verfügung.

Für die vergleichenden dünnschichtchromatographischen Untersuchungen wurden von jeder Polygala-Art 2g getrocknete Blätter pulverisiert, mit Methanol bei 60°C extrahiert und anschließend filtriert. Der Extrakt wurde eingeeengt und im Kühlschrank aufbewahrt. Nach 24 Stunden wurden die unlöslichen Anteile der teilweise viskosen Lösungen durch erneute Filtration abgetrennt. Von diesen Probeextrakten wurden jeweils 0,2 ml strichförmig (2 cm) mit geeichten Mikrokapillaren auf Kieselgel 60-F254 Fertigplatten (Merck) aufgetragen und im Laufmittel Äthylacetat:Methanol:Wasser (77:15:8) oder im Lösungsmittelgemisch Aceton:Chloroform:Wasser (80:20:5) bei Kammersättigung entwickelt. Bei einer Laufstrecke von ca. 12 cm erhält man auf diese Weise eine ausgezeichnete Trennung. Die Auswertung der Chromatogramme erfolgte zunächst im UV-Licht bei 254 nm, wobei durch Fluoreszenzminderung bereits die wichtigsten Zonen markiert werden konnten. Die Betrachtung bei UV 366 nm lieferte weitere Banden. Als Sprühreagens eignet sich am besten eine 0,5 %ige wässrige Echtblausalz-Lösung. Durch Nachbesprühen mit 0,1 n NaOH wird eine Intensivierung der Farben erreicht. Auch durch die Reaktion mit Anisaldehyd-Schwefelsäure-Reagens und anschließendes Erhitzen auf 110°C können die terpenoiden Verbindungen im Tageslicht sichtbar gemacht werden. Über die Bestimmung des Bitterwertes und die Isolierung sowie Struktur- aufklärung der Bittersubstanz sind nähere Informationen einer separaten Publikation (in Vorbereitung) zu entnehmen.



#### 4. Morphologische Merkmale

Die große Gleichförmigkeit sowohl der vegetativen als auch der generativen Organe schränkt den taxonomisch auswertbaren Merkmalskomplex wesentlich ein. Dies hat zur Folge, daß man für nahverwandte Sippen nur selten qualitative Differentialmerkmale findet, die eine eindeutige und schnelle Unterscheidung ermöglichen. In fast allen Fällen ist vielmehr eine Kombination an Merkmalen zur Charakterisierung einzelner Sippen notwendig.

In der folgenden Charakteristik wird auf die Bewertung der diagnostisch wichtigen Merkmale eingegangen, die für eine Sippengliederung als relevant erscheinen.

##### Wuchsform

Alle untersuchten Arten sind ausdauernde Hemikryptophyten, deren Erneuerungsknospen am Grund diesjähriger Triebe angelegt werden. Die schwach ausgebildete Pfahlwurzel schließt mit einem verdickten Wurzelkopf ab, aus dem zahlreiche blütentragende Stengel entspringen. Die überdauernden basalen Sproßabschnitte sind meist stärker verholzt, blattlos oder mit einigen schuppenförmigen Niederblättern besetzt.

Die Wuchshöhe der Pflanzen schwankt zwischen 2 cm (*P. alpina*) und 40 cm (*P. vulgaris*, *P. comosa*), ist aber in starkem Maße von den mikroklimatischen Bedingungen am Standort abhängig.

Die Pflanzen der *P. amara*-Gruppe sind durch rosettig beblätterte Laubtriebe ausgezeichnet, die bisweilen polsterartige Sproßverbände ausbilden, wobei die Blütentriebe immer aus der Mitte der Rosette hervorgehen. Im Gegensatz dazu bleibt bei *P. alpina* der Mitteltrieb der Rosette steril. Die blütentragenden Stengel entspringen dann seitlich aus den Achseln der Rosettenblätter. Auch bei *P. calcarea* und *P. serpyllifolia* werden neben den zahlreichen Blütentrieben verlängerte plagiotrope Kriechtriebe ausgebildet, wodurch eine  $\pm$  ausgebreitete Wuchsform entsteht. In den meisten Fällen sind die Blütentriebe aber aufrecht und  $\pm$  kräftig ausgebildet. Ein buschiges Aussehen ist für solche Formen bezeichnend. Neben Pflanzen mit einfachen Stengeln, finden sich auch solche mit Verzweigungen. Die Ausbildung der Seitentriebe erfolgt häufig schon in Basisnähe, wodurch ein reichästiger Erdstock mit  $\pm$  gleichwertigen Sprossen entsteht. Häufig werden auch in den Achseln der oberen Stengelblätter



Seitentriebe angelegt, die der Hauptachse aber deutlich untergeordnet sind. Lediglich *P. serpyllifolia* macht mit ihren seitlich übergipfelnden Blütentrieben eine Ausnahme.

Der Behaarung kommt keine größere Bedeutung zu. Alle Trichome sind einzellig, spitz, gebogen und an der Oberfläche warzig strukturiert.

### Blätter

Grundlegende Unterschiede in den Blattmerkmalen finden sich in der Form, Größe und Dichte der Grund- und Stengelblätter sowie ihrer Verteilung am Stengel. Prinzipiell lassen sich die heterophyllen, rosettenblättrigen Sippen (*P. amara*, *P. alpina*, *P. calcarea*) von jenen mit  $\pm$  gleichartiger Beblätterung (*P. vulgaris*, *P. comosa*, *P. alpestris*) unterscheiden. Während die meisten Sippen durch eine ausschließlich wechselständige Blattstellung ausgezeichnet sind, stehen bei *P. serpyllifolia* die unteren Laubblätter gegenständig.

Bei den rosettenblättrigen *P. amara*-Sippen sind die Grundblätter etwa 2-3 mal so lang wie die Stengelblätter, von elliptischer bis verkehrt-eiförmiger Form, am Grund keilförmig verschmälert, oben abgerundet oder stachelspitz. Die Stengelblätter nehmen nach oben hin nur geringfügig an Größe zu und sind von lanzettlicher Gestalt. Bei *P. calcarea* sind die Grundblätter ebenfalls von spatelförmiger Form, aber deutlich gestielt,  $\pm$  asymmetrisch und locker rosettenartig in der unteren Stengelhälfte angeordnet. Ebenso wie bei *P. alpina* ist der Größenunterschied zwischen Grund- und Stengelblätter besonders deutlich ausgeprägt. Obwohl die Größe und Dichte der Rosetten weitgehend von den Bedingungen am Standort abhängig ist, bleibt der prinzipielle Aufbau jedoch stets erhalten.

Die Sippen der *P. vulgaris*-Gruppe sind durch eine mehr oder minder gleichmäßige Verteilung der Stengelblätter charakterisiert. Häufig kann man aber eine auffällige Vergrößerung der Blätter in Richtung Infloreszenz beobachten. Insbesondere bei den Sippen der *P. alpestris*-Gruppe ist der Unterschied zwischen den meist schuppenförmigen Grundblättern und den stark vergrößerten oberen Stengelblättern sehr markant. Obwohl die schmal-lanzettlichen bis linealischen Blätter von *P. comosa* ebenfalls diesem Typ angehören, weichen sie durch ihre derbere Konsistenz, die dichte Blattabfolge sowie die häufig umgerollten Blattränder etwas ab.



### Blüten

Die starke Zygomorphie der Blüten bietet zahlreiche Möglichkeiten die Differentialmerkmale zu erfassen und statistisch auszuwerten.

Ein wichtiger Unterschied liegt im Verhältnis der Kelchblätter in Bezug zur Einschnürung am unteren Kronblatt. Während die Sippen der *P. amara*-Gruppe mit ihren Kelchblättern die Kronblatteinschnürung (=Ansatzstelle des Anhängsels) deutlich überragen, sind sie bei *P. vulgaris* immer kürzer. Dies gilt auch für *P. serpyllifolia*. Eine Mittelstellung nehmen diesbezüglich *P. alpestris*, *P. comosa* und *P. calcarea* ein. Von Bedeutung ist auch das Verhältnis Kronblattlänge / Flügellänge. Während in der *P. amara*-Gruppe die Kronblätter kaum die Flügellänge erreichen, werden diese bei den Sippen der *P. vulgaris*-Gruppe deutlich überragt. Alle anderen Arten nehmen auch hier wieder eine Zwischenstellung ein. Auch im Hinblick auf die Ausbildung des Kronblattanhängsels (=Krista) sind sippenspezifische Unterschiede zu beobachten. Durch wenigfransige Anhängsel sind neben *P. alpestris*, *P. amarella* und *P. carueliana* auch einige Sippen aus der *P. vulgaris*-Gruppe (subsp. *oxyptera*) charakterisiert.

### Blütenfarbe

Die Blütenfarbe umfaßt eine ganze Palette von Blautönen, die von azurblau (*P. vulgaris*) bis hellblau (*P. serpyllifolia*, *P. alpina*) reichen, aber auch in verschiedenen Rotabstufungen auftreten können. Seltener findet man weiße Blüten. Wenngleich alle diese Farbtöne bei einer Art (*P. amarella*) auftreten können, so läßt sich bei manchen Sippen dennoch eine Fixierung auf eine bestimmte Blütenfarbe feststellen. So findet man bei *P. comosa* fast ausschließlich rote Farbtöne, während bei *P. amara* und *P. alpestris* meist nur blaue Farben vorkommen. Bei einigen Sippen aus der *P. vulgaris*-Gruppe sind weiße Blüten sehr charakteristisch.

### Blütenstand

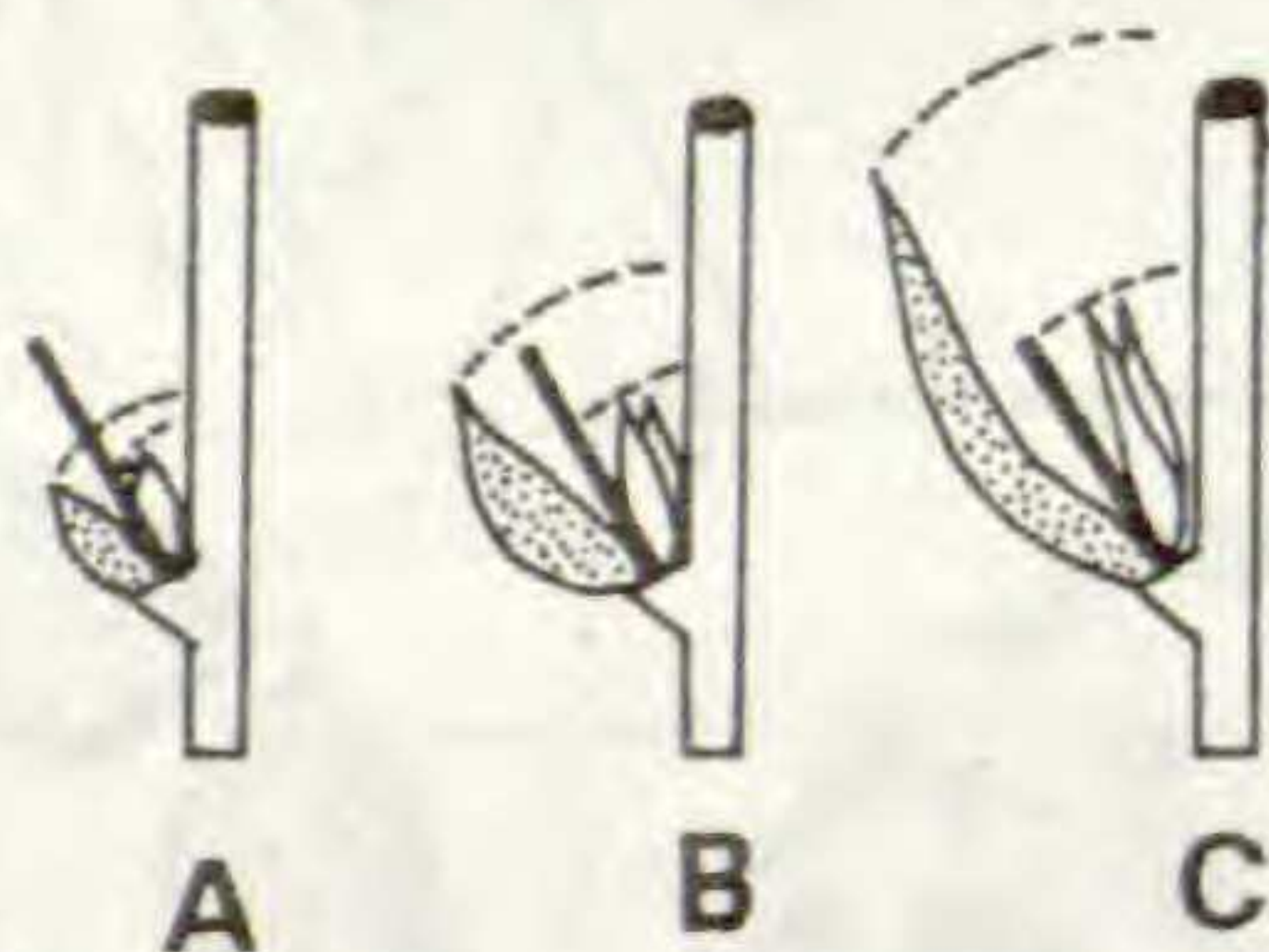
Die traubigen Infloreszenzen sind in ihrem Aufbau sehr einheitlich, meist schlank, von kegelförmiger oder pyramidalen Form, mitunter auch schopfig (*P. comosa*) oder zu kopfigen Knäueln (*P. alpina*, *P. alpestris*) zusammengezogen. Wesentliche Unterschiede bestehen in der Anzahl der Blüten pro



Infloreszenz. *P. alpina* und *P. serpyllifolia* weisen nur 5-12 Blüten auf, wogegen man bei *P. comosa* oder *P. vulgaris* bis zu 50 Blüten findet. Häufig sind die Blütenstände auch noch zur Fruchtreife dicht (*P. comosa*, *P. alpestris*) oder aber durch Verlängerung der Blütenachse entsteht eine lockerblütige, einseitswendige Traube wie bei *P. vulgaris*.

### Tragblatt

Ein wichtiges diagnostisches Merkmal liegt in der Differenzierung des Tragblattes und der beiden Vorblätter. So gibt es einen Typ (A) mit fast gleichlangen, sehr kurzen Hochblättern (*P. alpina*, *P. serpyllifolia*), eine Variante (B) mit deutlich verlängertem Tragblatt, das etwa die Länge des Blütenstiels erreicht (*P. amara*, *P. alpestris*, *P. vulgaris*) und einen Typ (C), dessen Tragblatt den Blütenstiel deutlich überragt, wobei die Vorblätter fast so lang sind wie der Blütenstiel (*P. comosa*, *P. calcarea*).



### Frucht

Die zweisamigen Kapseln sind bei allen Sippen von verkehrt-herzförmiger bis rundlicher Form. Der Kapselgrund kann abgerundet oder keilförmig sein, bisweilen aber auch einen kurzen Stiel aufweisen. Die Kapsel wird von einem häutigen Rand umgeben, der schmal ausgebildet sein kann (*P. alpina*, *P. serpyllifolia*) oder aber breit geflügelt die Frucht umsäumt (*P. amara*, *P. comosa*). Wichtig ist vor allem das Verhältnis der Flügel in Bezug zur reifen Kapsel (Flügelänge/Kapsellänge und Flügelbreite/Kapselbreite). Zudem kann auch die Beziehung Kelchblattlänge/Kapsellänge Berücksichtigung finden.

### Samen

Die Samen sind bei allen Arten von eiförmiger Form, fast immer mit weißlichen, einzelligen Borsten besetzt und mit einem dreilappigen Samenanhängsel (=Caruncula) ausgestattet. Neben den für *P. amarella* spezifischen



Kurzborstentyp findet man bei allen anderen Sippen auch lange Borsten. Die warzig strukturierten Borstenhaare sitzen am Samen sowohl schopfartig am Elaiosom als auch auf der gesamten Oberfläche. Auch das Samenanhängsel ist unterschiedlich stark ausgeprägt. Während es bei den meisten Arten nur  $1/4$  bis  $1/3$  der Samenlänge einnimmt, erreichen die Seitenlappen der Caruncula bei *P. calcarea* und *P. comosa* fast die Hälfte der Samenlänge.

### Pollen

Die untersuchten *Polygala*-Arten verfügen über ein breites Spektrum an Pollenmerkmalen, die einerseits Zahl und Größe der Aperturen, andererseits die Ausgestaltung des Apocolpiums (Durchmesser, Fläche) sowie die Perforationen im Tectum (Durchmesser, Abstand und Zahl der Poren) betreffen. In Abb. 1 ist ein typisches Pollenkorn mit den diagnostisch wichtigen Differentialmerkmalen dargestellt.

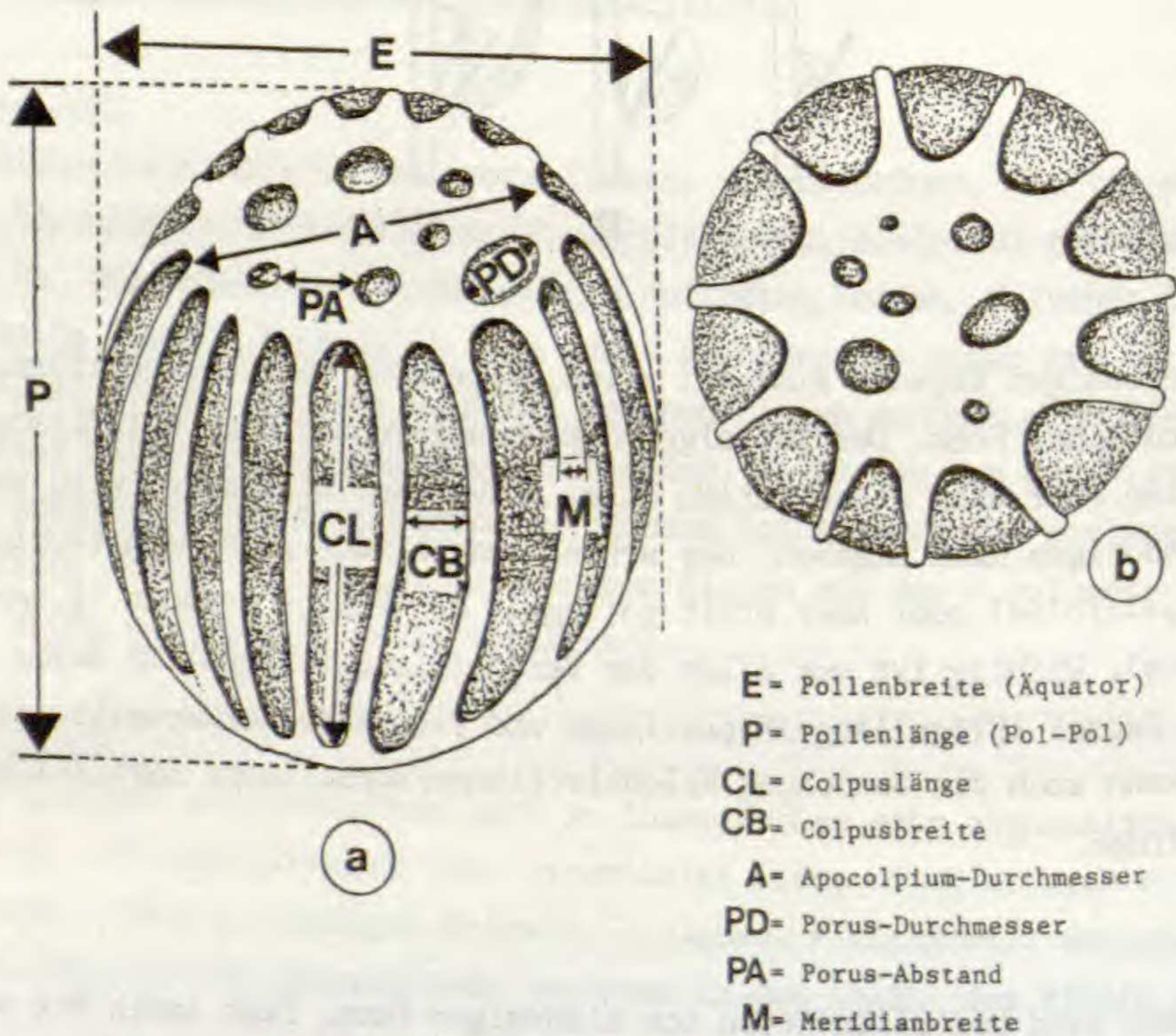


Abb. 1. *Polygala*-Pollenkorn. a-Äquatorialansicht. b-Polansicht.  
(Dargestellt nach lichtmikroskopischen-und REM-Beobachtungen).



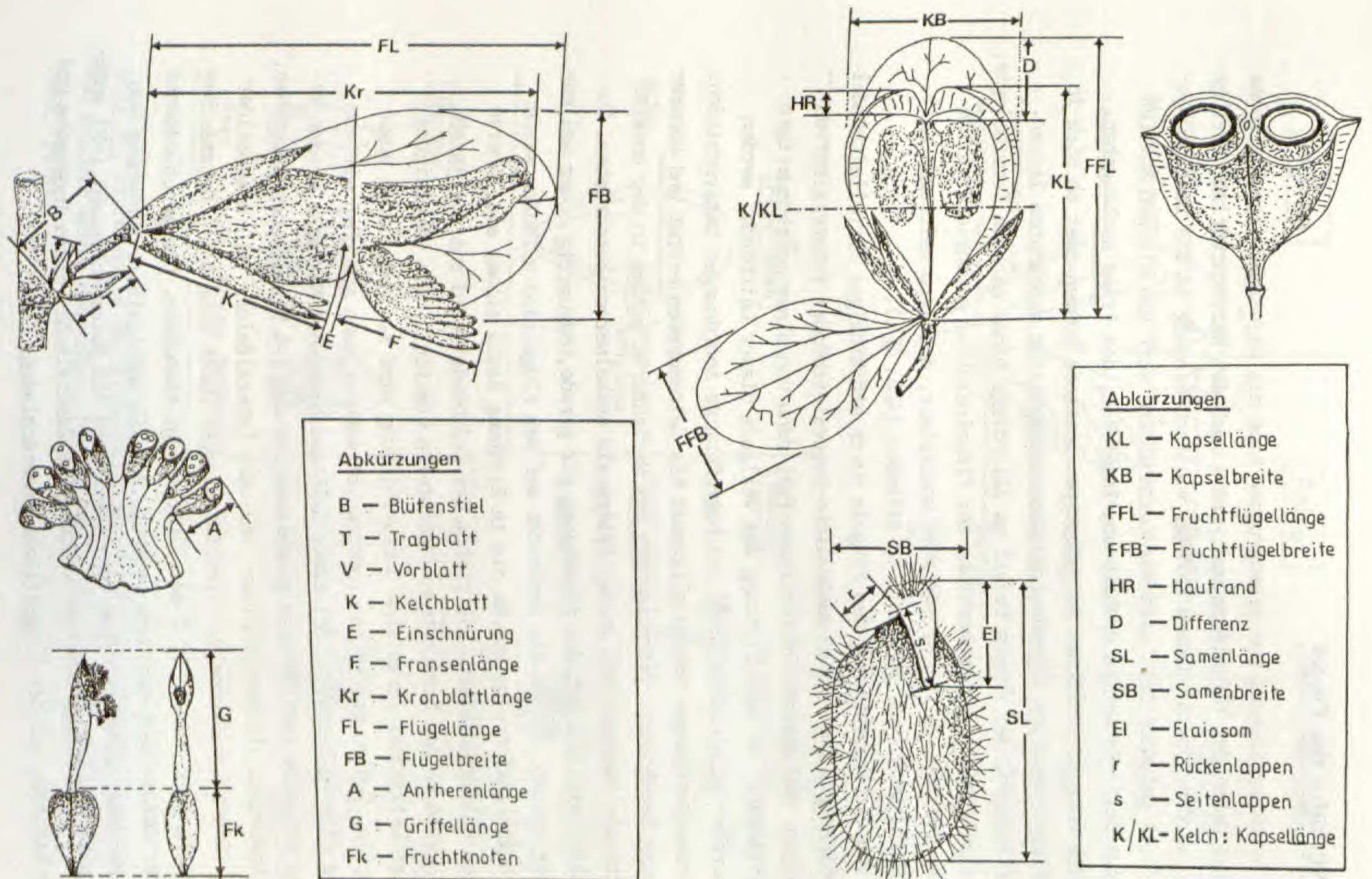


Abb. 2 . Meßtechnische Erfassung der wichtigsten Differentialmerkmale aus dem Blüten-, Frucht- und Samenbereich. (Nähere Erläuterungen siehe Text).



## 5. Nervatur der Flügel

Zur Charakterisierung von Artengruppen kann als wichtiges diagnostisches Merkmal neben der Flügelform und -größe auch der Nervaturverlauf herangezogen werden. Obwohl dieses Merkmal vielfach Eingang in die Bestimmungsschlüssel gefunden hat, wird der taxonomische Wert von einigen Autoren angezweifelt. Es schien deshalb von Interesse, der Frage nachzugehen, wie die unterschiedlichen Nervaturtypen zustande kommen oder ob sich in der Flügel-Venation irgendwelche Gesetzmäßigkeiten beobachten lassen. Zur Klärung dieser Fragen bedarf es allerdings einer exakten Terminologie, die eine eindeutige Beschreibung der Flügelnervatur gewährleistet. Zu diesem Zweck wurde ein Grundmuster konzipiert, das dazu beitragen soll, den Nervaturverlauf im Detail zu erfassen (Abb. 3.).

So kann die Innervierung des Flügels durch ein einziges Mittelleitbündel (=Mediannerv) oder durch zusätzliche Seitenleitbündel (=Lateralnerven) erfolgen. Man spricht in letzterem Fall dann von einer mehrbündeligen Innervierung. Je nach Richtung des Verlaufs dieser Leitbündel werden fächerförmige, gleichlaufende und bogenförmige Anordnungen unterschieden. Nervenverzweigungen werden allgemein als Seitennerven erster und höherer Ordnung bezeichnet. Verzweigungen des Mediannervs werden in der unteren Hälfte als Basisnerven, an der Spitze als Apikalnerven beschrieben. Zusätzlich wird die Art der Abzweigung als gerade, bogenartig oder wellenförmig erfaßt. Nerven die senkrecht auf den Flügelrand zulaufen werden als Antiklinalnerven, solche die in Richtung Basis ziehen als Inverse Nerven charakterisiert. Die Dichte der Leitbündel wird aus der Anzahl der Nerven an der breitesten Flügelstelle ermittelt. Die Vereinigung zweier Leitbündel durch eine Querverbindung wird als Anastomose angesprochen. Fehlen solche Anastomosen vollständig, dann sprechen wir von einer offenen Nervatur. Bei einer halb-geschlossenen Nervatur werden bereits einzelne Verbindungen geschlossen, so daß 1-4 Netzmanchen entstehen, die bevorzugt als Medianfelder (=M) oder Lateralfelder (=L) ausgebildet sind. Die geschlossene Nervatur ist dagegen durch mehr als 4 Netzmanchen ausgezeichnet, die 60-90 % der Flügelfläche einnehmen. Die geschlossenen Felder werden nach dem Nerv benannt, dem sie unmittelbar, ausgehend von der Mediane, anliegen. Ihre Gesamtheit wird als Netzmanchenzahl (=N) angegeben. Als wichtige Bereiche werden eine Zentralzone, eine Innenzone und eine Randzone auf der Flügelfläche unterschieden.



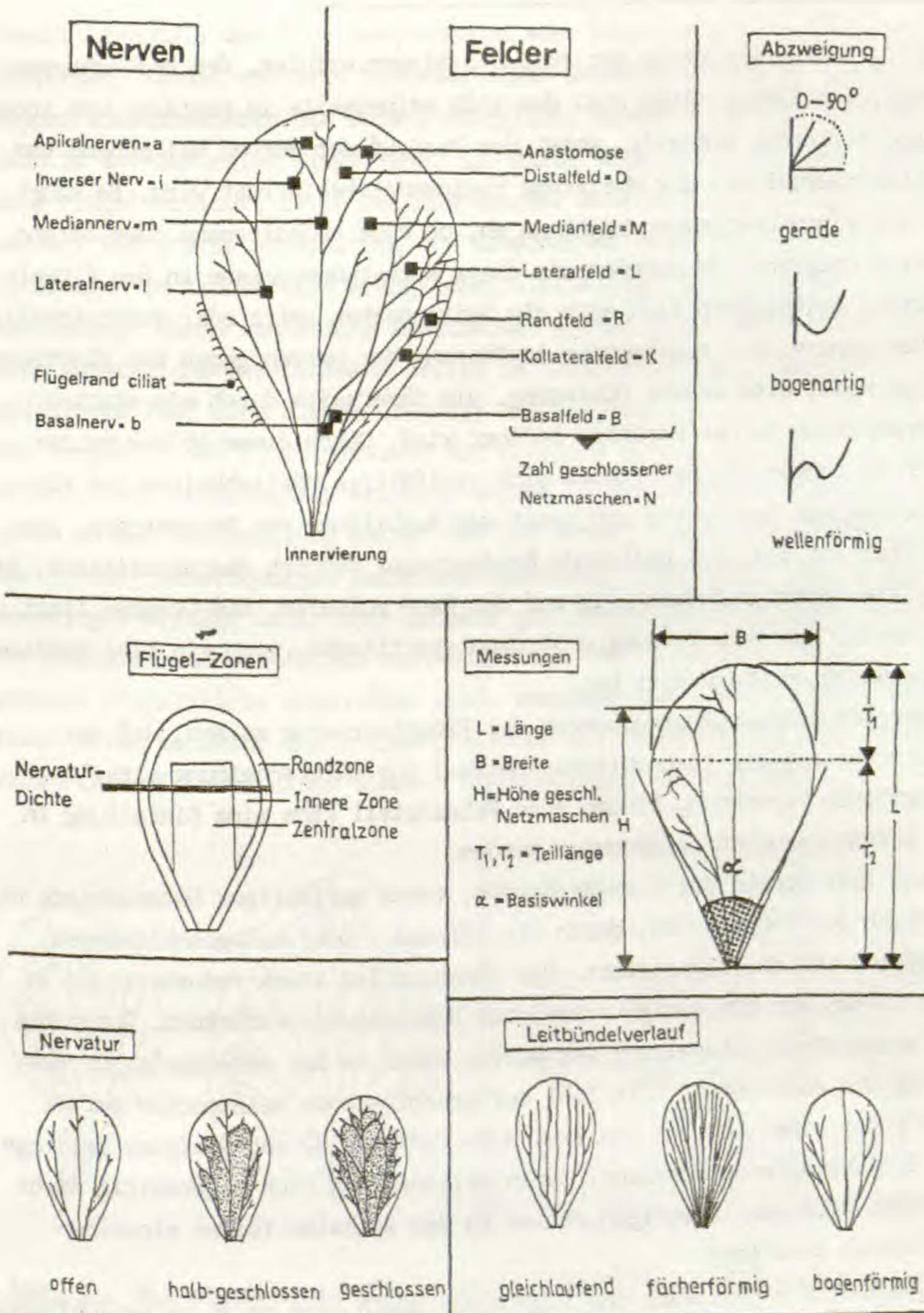


Abb. 3 . Grundmuster der Flügelnervatur mit den wichtigsten Nerven und Feldern sowie Meßgrößen. (Grundlegende Terminologie nach CHRTEK 1962, 1970).



## Differenzierung der Flügelnervatur - Nervaturtypen

Die Flügeldifferenzierung der *Polygala*-Sippen erfolgt, den Beobachtungen zufolge, vom Randmeristem aus, das sich seinerseits in costale- und intercostale Meristeme aufteilt, wobei der Verlauf der Nerven weitgehend vom Aktivitätsverhältnis der Meristeme zueinander beeinflusst wird. Es hängt also von einem bestimmten Rhythmus ab, ob eine geschlossene oder offene Nervatur entsteht. Je nachdem wie diese Wachstumsprozesse in den Flügeln ablaufen, orientieren sich auch die Seitennerven spitz oder rechtwinkelig zum Mediannerv. Mit zunehmender Annäherung der Nerven gegen den Blattrand erfolgt meist eine starke Umbiegung, die ihrerseits durch ein starkes Längenwachstum in der Randzone bedingt wird. Durch diese Ablenkung der Nerven in Längsrichtung ergeben sich vielfältige Möglichkeiten zur Kontaktierung von Randnerven und damit zur Ausbildung von Netzmaschen. Demgegenüber ist die frei endigende Randnervatur dadurch charakterisiert, daß ihre Äste nahezu rechtwinkelig auf den Rand zulaufen. Die Ursache liegt wohl darin, daß ihre Bildung erst dann stattfindet, wenn ein gleichmäßiges Flächenwachstum eingesetzt hat.

Die vergleichenden Untersuchungen der Flügelnervatur zeigen, daß der Nervaturverlauf als taxonomisches Merkmal zur Unterscheidung einzelner Artengruppen Verwendung finden kann. Prinzipiell kann eine Einteilung in drei Nervaturgruppen vorgenommen werden.

So sind alle Sippen der *P. amara*-Gruppe, trotz auffälliger Unterschiede hinsichtlich der Flügelgröße, durch ein offenes - oder halbgeschlossenes Nervaturmuster charakterisiert. Die Venation ist stark reduziert und im wesentlichen auf die wenig verzweigten Hauptnerven beschränkt. Durch die kaum ausgeprägte Aufspaltung der Nerven kommt es nur vereinzelt zur Ausbildung von Anastomosen. Die Zahl der geschlossenen Netzmaschen umfaßt deshalb nur einen Bereich von 1-4. Auch *P. alpestris* und *P. alpina* besitzen eine freiverlaufende Nervatur, deren Seitennerven sich gegenseitig nicht verbinden oder nur in wenigen Fällen in den apikalen Teilen einzelne Anastomosen ausbilden.

Demgegenüber sind *P. comosa* und *P. calcaria* durch eine meist halbgeschlossene -, teilweise auch durch eine geschlossene Nervatur ausgezeichnet, die bei ersterer Sippe nur sehr undeutlich zur Ausprägung kommt. Mit der Tendenz zu einer stärkeren Aufteilung der Nerven wird auch die Möglichkeit zur Bildung von Anastomosen erhöht. In vielen Fällen sind 1-8 Netzmaschen ausgebildet.



Obwohl innerhalb der *P. vulgaris*-Gruppe sehr komplizierte Nervaturmuster auftreten, lassen sie sich trotzdem einem Grundtyp zuordnen. Bei allen Sippen anastomosieren die Nerven reichlich, sowohl in den Randteilen als auch in der zentralen Flügelzone. Auf diese Weise entsteht eine geschlossene Flügelnervatur, deren Netzmaschenzahl eine Variationsbreite von 4-20 umfaßt. Die starke Aufspaltung der Hauptnerven sowie die zahlreichen Verästelungen im Randbereich ermöglichen vielfältige Möglichkeiten zur Kontaktierung. Durch zahlreiche Anastomosen werden neben medianen Feldern noch zusätzliche geschlossene Zellen im Randbereich gebildet. Auch *P. serpyllifolia* läßt sich diesem Grundtyp anschließen.

Der Vergleich der Flügelnervatur mit *Polygala*-Arten, die aufgrund anderer Merkmale als ursprünglich erachtet werden (*P. chamaebuxus*, *P. myrtifolia*), geben zu der Feststellung Anlaß, daß bei diesen Sippen ein offener Nervaturtyp mit fächerförmiger Leitbündelanordnung vorherrscht. Die Innervierung der Flügel erfolgt meist über mehrere gleichwertige Leitbündel, die sich in typischer Weise mehrfach verzweigen und sehr dicht über die gesamte Flügelfläche angeordnet sind. Demgegenüber sind die oben beschriebenen Arten konstant durch eine dreibündelige Innervierung gekennzeichnet, deren Lateralnerven einen schwach bogenförmigen Verlauf nehmen.

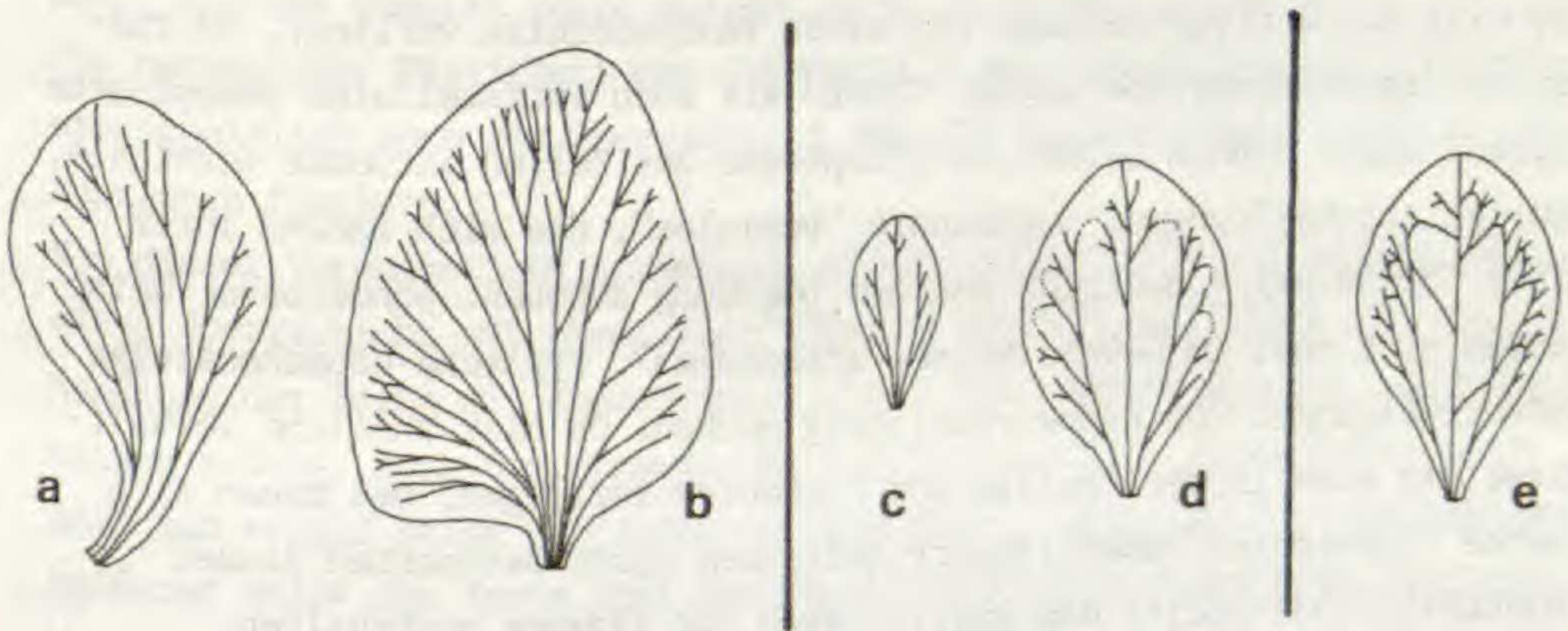


Abb. 4. Nervaturschema. Offene, fächerförmige Nervatur, a-*P. myrtifolia*, b-*P. chamaebuxus*. Offene, bogenförmige Nervatur, c-*P. amarella*. Halbgeschlossene Nervatur, d-*P. comosa*. Geschlossene Nervatur, e-*P. vulgaris*.



## 6. Kultur, Keimung und weitere Entwicklung

FOCKE (1885) weist darauf hin, daß es ihm nicht gelang, *Polygala*-Pflanzen aus Samen zu ziehen, wenn nicht andere Gewächse zugegen waren.

HEINRICHER (1900) trat dieser Deutung als Wurzelparasit entgegen und berichtet, daß er auch Pflanzen ohne Beisein eines Wirtes züchten konnte. STAHL (1900), der sich dieser Streitfrage annahm, fand bei seinen Studien keine Anhaltspunkte, die auf einen Parasitismus hingewiesen hätten. Dafür beobachtete er bei *P. vulgaris* und *P. amara* eine endotrophe Mykorrhiza, die angeblich in besonders schöner Ausprägung bei *P. chamaebuxus* vorliegen soll. In Anbetracht der wenigen, weit zurückliegenden Studien wurde diese Problematik erneut aufgegriffen. Dazu wurden einige Arten stichprobenartig auf Mykorrhiza-Bildungen hin untersucht.

Für eine solche wechselseitige Beziehung mit einem Pilz sprechen einige Kriterien, die vor allem Pflanzen des *P. amara*-Formenkreises auszeichnen. Sie sind besonders schwer zu kultivieren, besitzen ein schwach ausgebildetes Wurzelsystem, das durch ein Zurücktreten oder Fehlen der Wurzelhaare charakterisiert ist, reagieren sehr empfindlich auf Düngung und finden sich häufig in Gesellschaft anderer mykotropher Pflanzen (*Orchidaceae*, *Gentianaceae*).

Vor allem die wurzelanatomischen Untersuchungen an *P. amarella* zeigten, daß hier der weitverbreitete Typ einer VA-Mykorrhiza vorliegt. So findet man im Rindengewebe sowohl inter- als auch intrazellulär unseptierte Hyphen. Diese Hyphen bilden im Cytoplasma der Zellen mitunter terminale, keulige Anschwellungen, sogenannte "vesicles", die sich anhand ihrer Größe (50x30 µm), ± deutlich von der Umgebung abheben. Sonderbarer Weise ließen sich aber im Gewebe keine "arbuscules", typische bäumchenartige Endverzweigungen von Hyphen ausfindig machen. Ob hier ähnliche Verhältnisse wie etwa in der Familie der *Cornaceae* vorliegen, bei denen sich solche "arbuscules" über längere Zeiträume nicht beobachten lassen (BOULLARD 1953) bleibt dem Spezialisten zur Klärung vorbehalten.

Neben dem eben beschriebenen Endophyten findet man häufig bräunlich pigmentierte Hyphen, die deutlich septiert sind und auch in tiefere Rindenschichten vordringen.

Die an wenigen Exemplaren von *P. vulgaris* und *P. comosa* vorgenommenen Untersuchungen erbrachten keine Hinweise auf eine Mykorrhiza. Es ist nicht auszuschließen, daß auch die bessere Kultivierbarkeit damit im Zusammenhang steht.



## Keimung

Unsere Kenntnisse über die Keimung der myrmekochoren *Polygala*-Samen sind gegenwärtig noch sehr lückenhaft. Alle verfügbaren Informationen basieren auf den Untersuchungen von KINZEL (1913) der den Keimvorgang an einigen wenigen Arten näher untersuchte. Dabei wurde festgestellt, daß sowohl *P. amara* als auch *P. amarella* eine stark verzögerte und ganz an das Licht gebundene Keimung besitzen. Zudem wird die Vermutung geäußert, daß Frost- einwirkung sowie die Zerstörung des Samenanhängsels durch Mikroorganismen-tätigkeit beim Keimprozeß eine Rolle spielen könnten. Mit dem Ziel, aus Samenmaterial möglichst schnell Jungpflanzen für die zytologischen Untersuchungen verfügbar zu haben, wurden die Ursachen der fast halb-jährigen Keimruhe, sowie Möglichkeiten ihrer Beseitigung experimentell untersucht.

Wie die Samenlängsschnitte zeigen, sind die Embryonen bereits voll entwickelt, so daß man einen fortgesetzten Wachstumsprozess während der Keimruhe ausschließen kann.

Auch eine Nachreifung, etwa in Form eines Trocknungsprozesses zeigt keinen positiven Einfluß auf die Keimfähigkeit.

Die samenanatomischen Untersuchungen legten schon sehr bald die Vermutung nahe, daß die äußerst stark ausgebildete Palisadenschicht nicht nur für die mechanische Festigkeit der Samenschale verantwortlich ist, sondern wahrscheinlich auch als Sperrschicht für die Wasseraufnahme und den Gasaustausch fungiert.

Von dieser Voraussetzung ausgehend, wurden zuerst Versuche unternommen, diese Sperrschicht mit chemischen Mitteln durchlässig zu machen. Die Behandlung der Samen mit konz. Schwefelsäure und Alkohol brachte allerdings keinen Erfolg. Auch die mechanische Bearbeitung der Samenschale durch Anritzen zeigte keine positiven Auswirkungen. Lediglich die Abpräparation größerer Teile der Testa samt Endosperm führten in einigen wenigen Fällen zu einer Keimung. Hier kommt es allerdings sehr häufig zu einer Verletzung des Embryos, so daß auch dieser Weg keine brauchbare Alternative bietet. Gleiches läßt sich über die enzymatische Behandlung der Samen mit Cellulase berichten.

In Kenntnis darüber, daß auch bestimmte Temperatureffekte bei der Keimung eine Rolle spielen, wurde auch dieser Faktor untersucht. Zu diesem Zweck



wurden Samen bei Temperaturen um 25°C aufbewahrt und ein Teil davon in kurzen Intervallen der Kälte ausgesetzt. Ebenso wurde gequollenes Samenmaterial über einen Zeitraum von 20 Tagen einer kalten Stratifikation ausgesetzt. Beide Versuchsansätze brachten allerdings keine positiven Resultate. Lediglich im Langzeitversuch ließ sich zeigen, daß die winterliche Kälte die Keimruhe aufheben kann. Von 50 im Herbst ausgesäten Samen kamen im darauffolgendem Jahr 19 (=38 %) zur Keimung. Auch der Einfluß des Lichtes und seine Wirkung über das Phytochromsystem wurde in Belichtungsversuchen ohne Erfolg durchgeführt. Da bekannt ist, daß die Winterkälte im Embryo eine Erhöhung des Gibberellinspiegels induzieren kann und dadurch Hemmstoffe an Wirksamkeit verlieren, wurde eine Versuchsreihe mit unterschiedlichen Konzentrationen dieses Phytohormons angesetzt. Bereits nach kurzer Zeit (4-10 Tage) zeigte sich bei einer Gibberellinsäurekonzentration von  $10^{-3}$  M ein vielversprechendes Keimergebnis, wobei die Keimrate bei etwa 55 % lag und dies sowohl im Dunkeln als auch im Licht.

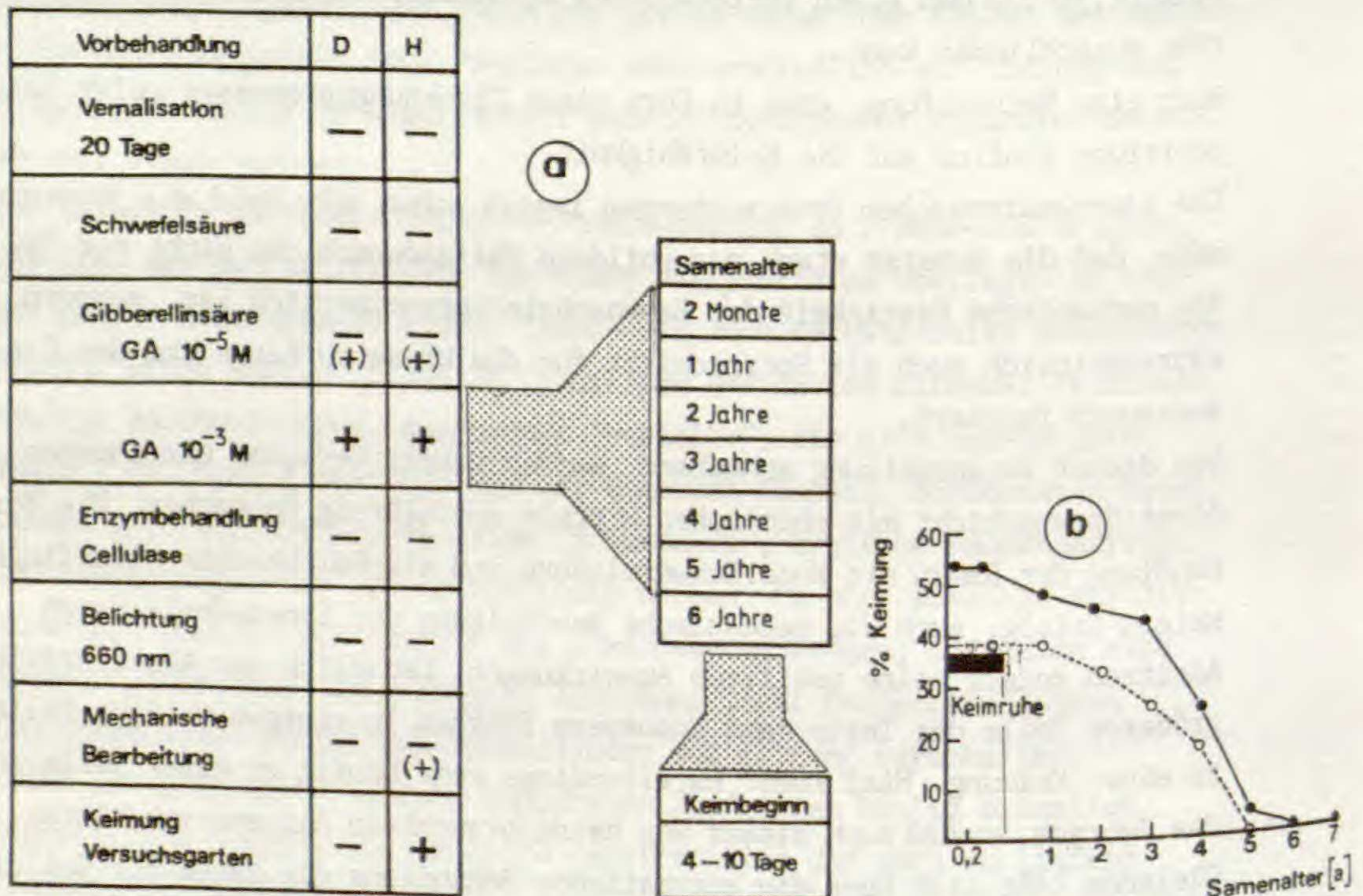


Abb. 5 . a-Versuche zur Aufhebung der Keimruhe. b-Abhängigkeit der Keimrate vom Samenalter bei künstlicher Keimstimulation (●) sowie bei unbehandelten Samen (○).



### Weitere Entwicklung

Nach etwa einer Woche ist der Quellungsprozess im Samen soweit fortgeschritten, daß die Testa diesem Druck nicht mehr standhalten kann und an einer präformierten Stelle im Bereich der Mikropyle einreißt. Dieser Bereich öffnet sich im weiteren Verlauf, die Keimwurzel tritt aus und wächst rasch in die Länge. Später wird dann auch das Hypokotyl nachgezogen. Während dieser Zeit bleiben die Kotyledonen noch vollständig vom weißlich glänzenden Endosperm und der Samenschale umschlossen. Bei einzelnen Exemplaren tritt jedoch der Fall ein, daß die Keimblätter nur zu einem Teil aus der sich öffnenden Samenschale herausgezogen werden und mit ihrem apikalen Bereich eingeklemmt bleiben. Dies hat auf die Keimung die nachteiligsten Folgen. Schon bald vergilben die Kotyledonen und der Keimling stirbt nach kurzer Zeit ab. Die Ursachen liegen vermutlich darin, daß entweder der Quellungsvorgang unvollständig abläuft oder aber Fehlbildungen in der Palisadenschicht vorliegen, so daß eine zu kleine Austrittsstelle geschaffen wird.

Bei normal verlaufender Keimung entfalten sich die Keimblätter sehr rasch, stoßen die Samenschalenreste ab und ergrünen.

Nach etwa 3 - 4 Wochen geht die Plumula zur Laubblattbildung über. Dabei werden die beiden Primordialblätter in dekussierter Stellung zu den Keimblättern angelegt. Etwa zur selben Zeit brechen aus der Keimwurzel die ersten Seitenwurzeln hervor. Sie sind wie der übrige Wurzelkörper weiß und mit zahlreichen Wurzelhärchen besetzt.

Mit zunehmender Streckung der Internodien des Stengels kommt es bei der Anlage der Folgeblätter allmählich zu einer Verschiebung hin zu wechselständiger Beblätterung. Zu diesem Zeitpunkt ist auch das Hypokotyl durch seine rötliche Färbung deutlich zu erkennen. Schon früh in der Entwicklung werden überwiegend im basalen Bereich Achselknospen angelegt, die sich teilweise noch in derselben Vegetationsperiode, meist aber erst im darauffolgenden Jahr zu blütentragenden Sprossen entwickeln.

Auch im Wurzelbereich haben weitere Differenzierungen stattgefunden. Infolge weiterer Verzweigung der Hauptwurzel ist ein lockeres Wurzelgeflecht entstanden bei dem die Primärwurzel je nach Bodenunterlage stärker ausgebildet ist oder aber den Nebenwurzeln fast ebenbürtig erscheint. Durch das Absterben diesjähriger Triebe und durch die Anlage zahlreicher



Knospen im basalen Bereich, aus denen in der folgenden Vegetationsperiode wieder neue Sprosse hervorgehen, hat sich bei mehrjährigen Exemplaren ein unscheinbarer Wurzelkopf herausgebildet.

Bei den Studien der Keimlingsentwicklung wurde vor allem die Anlage und die Konstanz der Grundblatt-Rosetten bei den Sippen der *P.amara*-Gruppe verfolgt und mit der Entwicklung bei *P.vulgaris* verglichen (Abb. 6.).

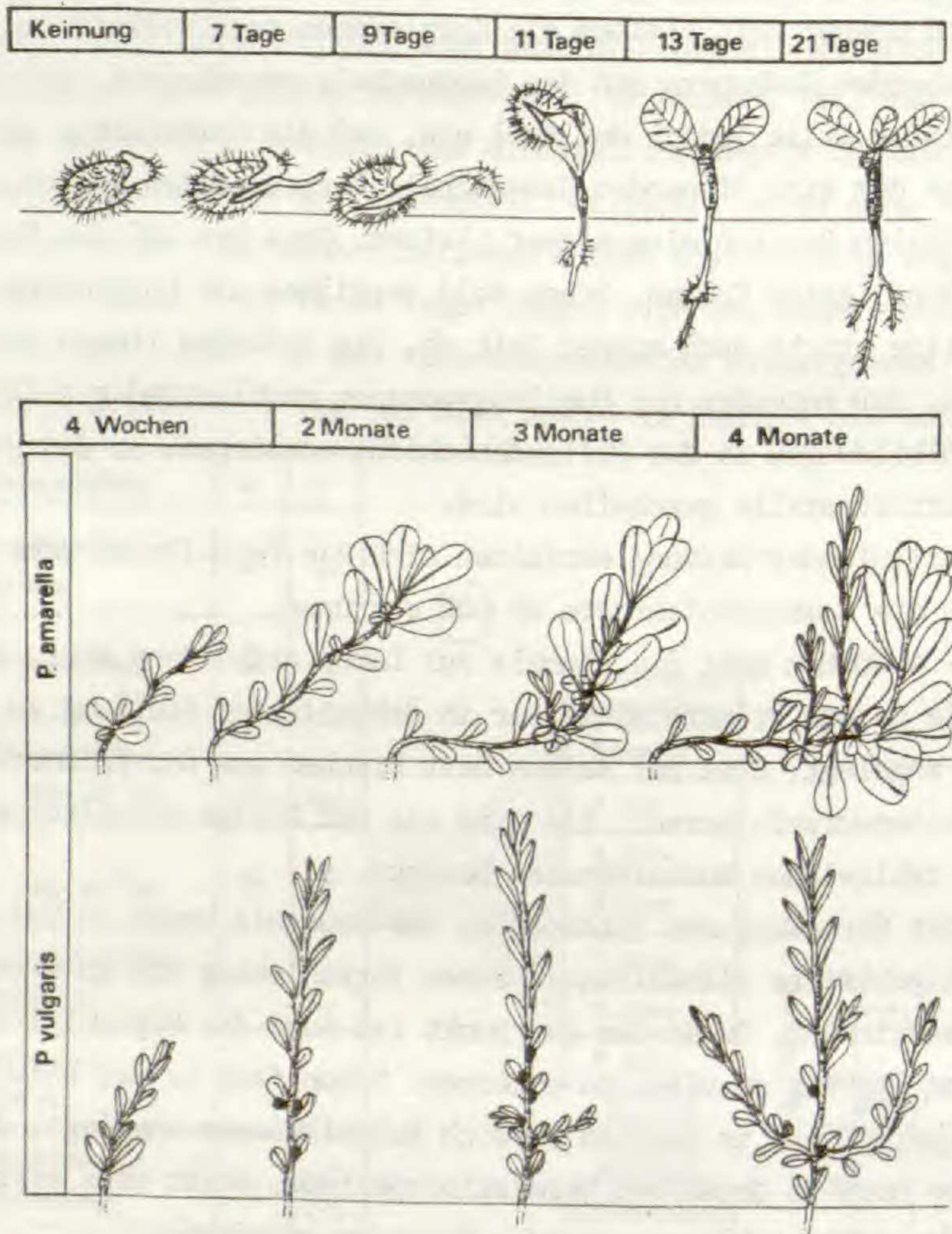


Abb. 6 . Epigäische Keimung und weitere Entwicklung bis zur Ausbildung der Primärblätter (4./7.- 21.Tag ). Anlage und Bildung der Rosetten und Erneuerungssprosse bei *P.amarella* und *P.vulgaris* (4.-36.Woche).



Es zeigte sich, daß schon frühzeitig am Sproß stark vergrößerte und in ihrer Form von den Keim- und Primärblättern verschiedenartige Folgeblätter ausgebildet werden. An der Sproßbasis werden mehrere Achselknospen gebildet, aus denen dann gedrängt stehende, rosettige Blattanhäufungen hervorgehen, die im Laufe der weiteren Differenzierung fast immer die doppelte Länge der Stengelblätter erreichen. Auf diese Weise kann es zur Ausbildung einer oder mehrerer Rosetten kommen, aus deren Mitte die blütentragenden Sprosse hervorgehen.

Die Kulturversuche haben gezeigt, daß die Rosettenbildung zwar in allen Fällen gleichartig verläuft, aber die Dichte der Blatthäufung stark modifikatorisch von den ökologischen Bedingungen am Standort abhängig ist. So zeigen beispielsweise Formen feuchter oder schattiger Standorte eine ganze Reihe von "Symptomen", die dazu geführt haben, solche Ökotypen als eigene Art aufzufassen. So beschrieb CRANTZ (1769) neben seiner *P. amarella* eine *P. austriaca*, die er aufgrund der schlanken, rutenförmigen und verzweigten Triebe, der entfernt stehenden Blätter und der aufgelösten Rosetten wegen als eigene Art auffaßte.

Die Beobachtung der Keimlingsentwicklung solcher Formen zeigt aber, daß diese Unterschiede genetisch nicht fixiert sind, sondern im Bereich der Reaktionsnorm liegen und solche Pflanzen unter gleichartigen Bedingungen im Versuchsgarten schon sehr bald eine habituelle Angleichung zeigen.



## 7. Variabilität und Modifikabilität

Um das Ausmaß der genetisch bedingten Variabilität sowie die Modifikabilität diagnostisch wichtiger Merkmale besser beurteilen zu können, wurden von jeder Art meist mehrere Individuen unter gleichartigen Bedingungen über einen Zeitraum von 1-3 Jahren im Freiland des Botanischen Garten kultiviert.

Es zeigte sich, daß vor allem die wichtigen Differentialmerkmale im vegetativen Bereich eine große modifikatorische Plastizität aufweisen. So ist insbesondere die Pflanzengestalt in Abhängigkeit von den mikroklimatischen Bedingungen am Standort sehr veränderlich. Durch solche ökologischen Einflüsse kommt es zu vielfältigen Veränderungen im Erscheinungsbild der Sippen, was insbesondere in der Wuchshöhe der Pflanzen, der Internodienlänge, der Blattgröße und der Anordnung am Sproß sowie in der Ausbildung von Seitentrieben zum Ausdruck kommt.

So sind jene Pflanzen von alpinen oder subalpinen Standorten fast immer durch einen gedrungenen Habitus, kurze Internodien und eine dichte Beblätterung ausgezeichnet. Damit im Zusammenhang steht meist auch eine dichtere Behaarung des Stengels und der Blätter. Solche Modifikationen führen nicht selten zu einer bemerkenswerten habituellen Angleichung einzelner Sippen (*P. alpestris* - *P. vulgaris*).

Ähnliche modifikative Abwandlungen finden wir aber auch an Tieflandsippen. So sind die meisten Pflanzen, die an feuchten Standorten wachsen durch fädige, dünne Stengel, verlängerte Internodien und eine lockere Beblätterung charakterisiert. Ähnliche "Symptome" beobachtet man auch an Schattenformen, die wenige verlängerte Stengel, eine niederliegende bis aufsteigende Wuchsform, sowie eine reduzierte Beblätterung am Grund aufweisen.

Die Freiland-Beobachtungen haben gezeigt, daß die Pflanzen alpiner Standorte in den darauffolgenden Jahren weitgehend eine habituelle Angleichung an Tieflandformen erfahren und ihre gedrungene Wuchsform verlieren.

Gleiches läßt sich auch bei den Schattenformen beobachten, die im Laufe der Zeit jenen Formen trockener, sonniger Standorte immer ähnlicher werden. Zudem kann festgestellt werden, daß durch die fehlende Konkurrenz fast alle Pflanzen größer werden und auch das Wurzelsystem an Umfang zunimmt.



## 8. Karyologie

Die in der Literatur mitgeteilten Chromosomenzahlen für die Sippen des *P. vulgaris-amara*-Formenkreises sind sehr widersprüchlich und in keinen logischen Zusammenhang zu bringen. Auffallend ist die Tatsache, daß die karyologischen Analysen nur in wenigen Fällen an meristematischen Zellen des somatischen Bereiches durchgeführt wurden. Die Ursachen hierfür sind einerseits in den Schwierigkeiten bei der Kultur, andererseits in den Problemen einer langen Keimruhe zu suchen.

Der von fast allen Forschern eingeschlagene alternative Weg, die karyologischen Untersuchungen an Meiosen vorzunehmen, scheitert häufig daran, daß nur wenige Pollenmutterzellen gebildet werden, Prophase I ungewöhnlich lange dauert (LEWIS & DAVIS, 1962), dafür aber der Übergang von Prometaphase I zu Telophase I ebenso wie die zweite Reifeteilung ungewöhnlich schnell verlaufen (GLEDINNING, 1960). Zudem werden von einigen Autoren (HAGERUP, 1932; WULFF, 1938; LARSEN, 1956) Meiose-Unregelmäßigkeiten berichtet, die sich in sekundären Assoziationen, in einer frühzeitigen Separation der Chromosomen sowie im Auftreten von Univalenten oder irregulären Tetraden bemerkbar machen. Die eigenen karyologischen Analysen bestätigen diese Befunde, wobei hinzugefügt werden muß, daß für einen Teil dieser Abnormitäten offensichtlich ungünstige Witterungsverhältnisse verantwortlich sind.

Da die Chromosomen in den Pollenmutterzellen sehr kompakt liegen und nur in wenigen Fällen eindeutig zu identifizieren sind, der Meioseablauf zudem von den oben genannten Unregelmäßigkeiten behaftet ist, wurden in dieser Arbeit die zytologischen Untersuchungen fast ausschließlich an Zellen des Wurzelspitzenmeristems durchgeführt. Dabei ist aber zu beachten, daß manche Chromosomen erst spät in der Metaphase ihre optimale Färbung annehmen und deshalb durch Schnellfärbeverfahren oft nicht nachweisbar sind. Als Konsequenz ergeben sich zu niedrige Zahlen. So werden in der Literatur für *P. comosa* SCHKUHR neben der Chromosomenzahl  $2n=34$  (GLEDINNING, 1960) auch die Zahlen  $2n=28-32$  (MATTICK in TISCHLER, 1950) und  $2n=28$  (LARSEN, 1956) angeführt. Die eigenen Untersuchungen bestätigen in allen Fällen nur die Zählung mit  $2n=34$  Chromosomen. In Anbetracht der eben aufgezeigten Problematik nimmt es kaum Wunder, daß von verschiedenen Autoren für das gleiche Taxon unterschiedliche Chromosomenzahlen angegeben werden.



Obwohl in den Metaphase-Platten die Möglichkeit gegeben schien, bestimmte Chromosomengruppen aufgrund ihres Feinbaus und durch das Vorhandensein von Satelliten zu unterscheiden, war die Erstellung von vollständigen Karyogrammen dennoch nicht möglich. Als Kompromiß wurde eine Darstellungsform gewählt, die spezielle Marker-Chromosomen in Form von Idiogrammen wiedergibt, alle anderen  $\pm$  uniformen Chromosomen aber lediglich nach ihrer Größe (Mittelgroß=M; Klein=K) charakterisiert.

Dank der eingehenden zytologischen Studien von GLENDINNING (1960) wurden unsere Kenntnisse über die Chromosomenzahlen europäischer *Polygala*-Arten insbesondere jene des *P. vulgaris-amara*-Formenkreises grundlegend erweitert und präzisiert. Seine Beobachtungen konnten im Rahmen der vorliegenden karyologischen Studie nicht nur bestätigt, sondern auch durch Beibringung eines umfangreichen Materials ergänzt und abgesichert werden. Die Analysen zeigen, daß alle untersuchten Arten auf der Grundzahl  $x=17$  aufbauen. So sind die Sippen der *P. amara*- und *P. alpestris*-Gruppe ebenso wie *P. alpina*, *P. comosa* und *P. serpyllifolia* durch die diploide Chromosomenzahl von  $2n=34$  ausgezeichnet, während die Sippen der tetraploiden *P. vulgaris*-Gruppe einheitlich  $2n=68$  Chromosomen aufweisen. Alle Karyotypen sind durch überwiegend meta-submetazentrische Chromosomen charakterisiert, die eine Größe von  $0,5 - 1,5 \mu m$  erreichen. Sehr typisch ist die Anzahl von SAT-Chromosomen, die teilweise überaus lange Filamente besitzen.

Die Karyotypen der *P. amara*-Sippen sind durch 2 sehr heterobrachiale SAT-Chromosomen mit langen Filamenten sowie durch 4 submetazentrische SAT-Chromosomen mit wenig abgesetzten Satelliten charakterisiert. Daneben treten noch 2 größere metazentrische sowie 4 kleinere Chromosomen mit submedianer Lage des Centromers auf. Alle übrigen Chromosomen sind  $\pm$  uniform; hier kann man lediglich noch zwischen 8 mittelgroßen (M) und 14 kleinen Chromosomen (K) unterscheiden.

Auch für die in dieser Arbeit nur randlich behandelte *P. alpina* konnte die Chromosomenzahl von  $2n=ca.34$  (GLENDINNING, 1960) exakt auf diesen Wert festgelegt werden. Die vom gleichen Autor für *P. alpestris* mitgeteilte Chromosomenzahl von  $2n=34$  wurde bestätigt. Hinsichtlich der Karyotypdifferenzierung lassen sich im Bereich der Marker-Chromosomen nur geringfügige Unterschiede zu den *P. amara*-Sippen feststellen. Nur bei *P. alpina* ließen sich die SAT-Chromosomen mit den langen Filamenten nicht beobachten.



	Marker-Chromosomen			G	M	K	
Pamara				12	8	14	2n = 34
P. amarella				12	10	12	
P. alpestris				12	8	14	
P. comosa				12	10	12	2n = 68
P. serpyllifolia				12	8	14	
P. vulgaris				24	14	30	

Abb. 7 . Idiogramme der zytologisch untersuchten Polygala-Arten.

Im Gegensatz zu diesen chromosomal eindeutig festgelegten Sippen erbrachten die bisherigen karyologischen Untersuchungen an *P. vulgaris* ein ganzes Spektrum an Zahlen. Während WULFF (1937)  $2n=28$  und  $2n=56$  ermittelte, zählten LÖVE & LÖVE (1944)  $2n=ca.70$  Chromosomen. Von MATTICK (in TISCHLER, 1950) werden die Chromosomenzahlen  $2n=28$ , 32 und 56 mitgeteilt, denen die Zählungen von LARSEN (1956) mit  $2n=38$  und GLENDINNING (1960) mit  $2n=68$  gegenüberstehen. Diese Reihe findet mit den Angaben von MALECKA (1981), die  $2n=34$  angibt, ein vorläufiges Ende.

Die eigenen Untersuchungen lassen keinen Zweifel daran, daß es sich bei *P. vulgaris* um einen tetraploiden Sippenkomplex mit der Chromosomenzahl  $2n=68$  handelt. Die ausgeprägte Polymorphie dieser Art läßt vermuten, daß an der Entstehung wohl verschiedene diploide Ausgangssippen beteiligt waren. Unter Berücksichtigung der karyologisch bekannten Sippen könnte man eine autopolyploide Entstehung aus *P. serpyllifolia* oder aber eine allopolyploide Genese unter Beteiligung von *P. comosa* in Erwägung ziehen. Die Karyotyp-Konstitution würde letztere Möglichkeit favorisieren, da im Genom von *P. vulgaris* 10 - 12 SAT-Chromosomen und zudem einige sehr heterobrachiale submetazentrische Chromosomen vorhanden sind (Abb. 7.). Dennoch muß eine solche Interpretation als sehr spekulativ betrachtet werden, da wegen der Kleinheit des überwiegenden Teils der Chromosomen eine genaue und vollständige Karyotyp-Erfassung nicht möglich ist.



Die umfangreichen zytologischen Studien an zahlreichen europäischen Arten aus der Sektion *Polygala* - sowie die früheren Untersuchungen an einer kleinen Verwandtschaftsgruppe aus der Sektion *Chamaebuxus* - (MERXMÜLLER & HEUBL, 1983) ermöglichen einen ersten Einblick in grundlegende Vorgänge der Karyotyp-Differenzierung (Abb. 8.).



Sektion	<i>Polygala</i>	<i>Chamaebuxus</i>
Interphase-Kerne	chromatinarm	chromatinreich
Chromozentren	wenige	viele
Chromosomen - Länge	0,5 - 1,5 $\mu\text{m}$	0,8 - 6,5 $\mu\text{m}$
Chromosomen - Morphologie	$\pm$ uniform $\pm$ symmetrisch	$\pm$ bimodal ( $\nabla$ ) $\pm$ asymmetrisch
Satelliten - ( $\downarrow$ ) Chromosomen	viele lange Filamente	nicht erkennbar ohne Filament
Wurzelspitzen - Mitosen Metaphasen		

Abb. 8. . Vergleichende Darstellung der karyologischen Merkmale innerhalb der Sektionen *Polygala* und *Chamaebuxus*.

Die Gegenüberstellung der karyologischen Daten zeigt, daß die Unterschiede hinsichtlich der Chromosomenmorphologie besonders ausgeprägt sind, wobei die Karyotypen der Sektion *Chamaebuxus* nahezu bimodalen Charakter besitzen. Wesentliche Abweichungen lassen sich auch in der Anzahl sowie in der Ausgestaltung der Satelliten-Chromosomen und in der Verteilung der heterochromatischen Segmente beobachten.



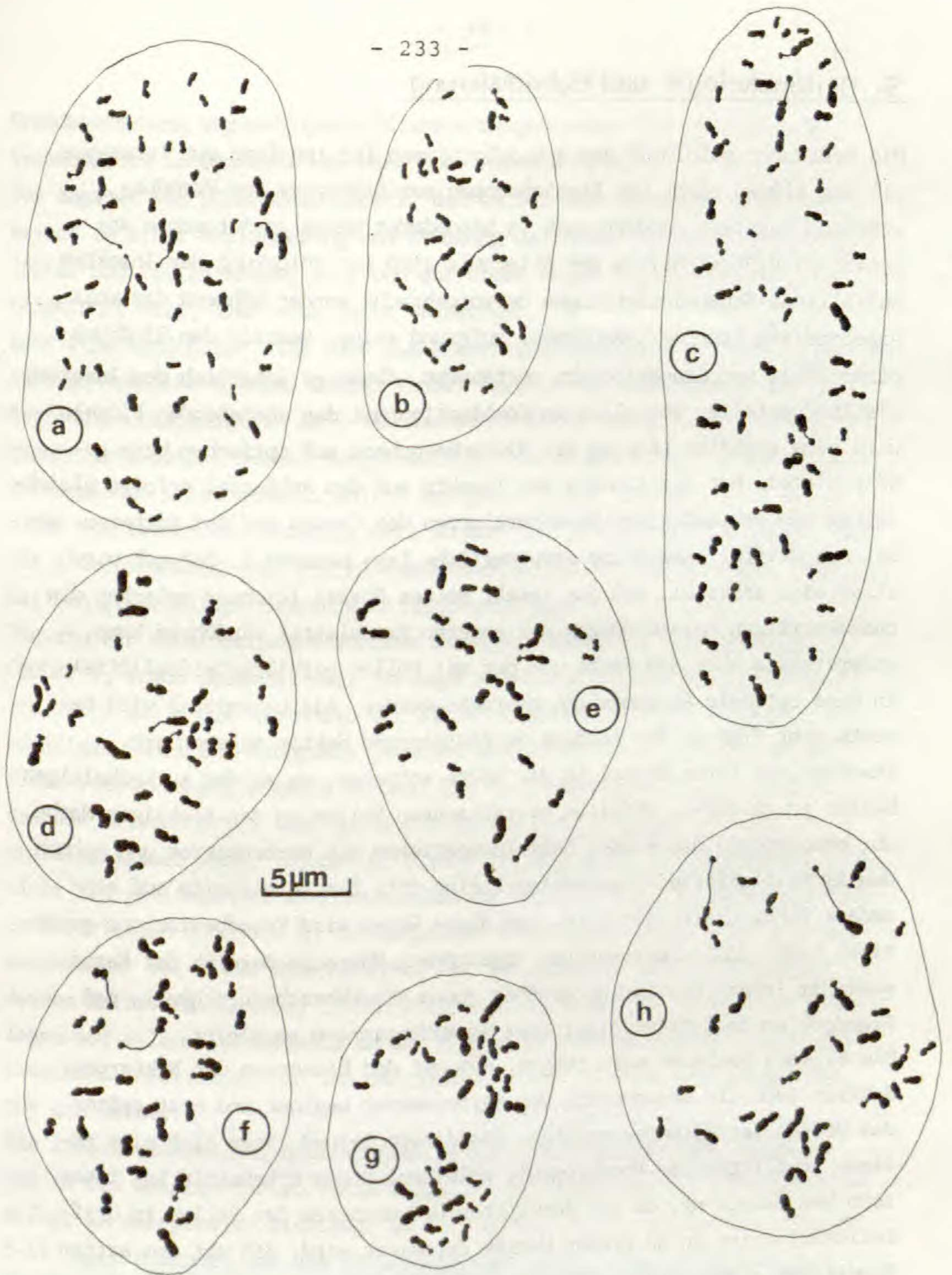


Abb. 9 . Wurzelspitzen-Mitosen (Metaphasen). a-*P.vulgaris* subsp.*vulgaris* ( $2n=68$ ); c- *P.vulgaris* subsp.*oxyptera* ( $2n=68$ ). b-h, diploide Sippen mit  $2n=34$  Chromosomen. b-*P.amarella*. d-*P.comosa*. e-*P.alpina*. f-*P.serpyllifolia*. g-*P.alpestris*. h-*P.amara* subsp.*amara*.



## 9. Blütenökologie und Hybridisierung

Die Bestäubungsbiologie der *Polygala*-Sippen ist insofern von Interesse, als die Blüten nicht nur Einrichtungen zur Sicherung der Fremdbestäubung besitzen, sondern auch in besonderer Weise an Autogamie angepaßt sind. Hinsichtlich der Allogamie sind zur Anlockung der Insekten auffallende Schaeinrichtungen hervorgebracht worden. Während das weit abgespreizte Kronblatt-Anhängsel aufgrund seiner Gestalt den Eindruck einer Fülle von Staubblättern vortäuscht, dient es letztlich den Insekten als Anflugstelle. Vor allem in Kombination mit den abstehenden Flügeln wird eine gezielte Lenkung des Blütenbesuchers auf optischem Wege gewährleistet. Mit der Landung des Insekts auf dem Anhängsel erfolgt gleichzeitig ein geringfügiges Herunterklappen der Carina und der Antheren, wobei der Griffel aber seine ursprüngliche Lage beibehält. Dadurch wird einerseits erreicht, daß das Insekt seinen Rüssel leichter zwischen den taschenartigen Ausstülpungen des unteren Kronblattes einführen kann, andererseits aber die Narbe und der mit Pollen gefüllte Griffellöffel in eine optimale Ausgangslage gebracht werden. Als Lockmittel wird bereits sehr früh in der Anthese am Blütengrund Nektar abgesondert.

Insekten, die ihren Rüssel in die Blüte schieben, um an den zuckerhaltigen Nektar zu gelangen, streifen mitgebrachten Pollen an der klebrigen Narbe ab, beschmieren den Rüssel beim Zurückziehen mit Narbensekret und nehmen den im Griffellöffel deponierten Pollen mit, der seinerseits auf eine andere Blüte übertragen wird. Auf diese Weise wird Fremdbestäubung garantiert (Abb. 11.). Bürstenartig angeordnete Haare im Bereich der Narbe sowie im Innern der Carina erhöhen zudem die Wahrscheinlichkeit, daß Fremdpollen im Griffellöffel oder im Blüteninnern verbleibt.

Die eigenen Beobachtungen zeigen, daß mit dem Einsetzen der Nektarproduktion auch die Absonderung von Narbensekret beginnt und erst später das Öffnen der Antheren erfolgt. Aus diesem Befund ließe sich eine gewisse unvollständige Proterogynie ableiten. Dieses Erkenntnis ist insofern von Bedeutung, da mit dem Öffnen der Antheren der Pollen im Griffellöffel meist in so großen Mengen deponiert wird, daß mit dem ersten Eindringen eines Insektenrüssels unwillkürlich der Pollen auf die Narbe geschoben wird und Selbstbestäubung stattfindet. Der Nachweis, daß keine Selbstinkompatibilität vorliegt und alle Arten weitgehend autofertil sind, konnte durch Einhüllen der Infloreszenzen erbracht werden. Solche von



Fremdbestäubung abgeschirmten Pflanzen zeigen einen nur geringfügig verminderten Samenansatz und eine ganz normale Keimung.

Die Angaben von HILDEBRAND (1867), daß es bei ausbleibenden Insektenbesuch zu einer Verlängerung und Krümmung der Narbe in Richtung Griffellöffel und Pollen kommen soll und auf diese Weise Selbstbestäubung herbeigeführt wird, ließ sich nicht bestätigen.

Sehr widersprüchlich sind auch die bisherigen Angaben über Insektenbesuch an *Polygala*-Blüten. CHODAT (1890) vertrat die Auffassung, daß der Reproduktionsapparat in sehr vollkommener Weise an Selbstbestäubung angepaßt ist. Seinen Beobachtungen zufolge findet bei allen in der Schweiz vorkommenden Arten ausschließlich Autogamie statt, wodurch auch die Annahme von Bastarden hinfällig ist. MÜLLER (1873) sowie KNUTH (1898) führen als Blütenbesucher aber einige kurzrüsselige Apiden und Dipteren, sowie bei den großblütigen Sippen auch Lepidopteren an.

Die eigenen Untersuchungen stützen im wesentlichen die Vorstellungen CHODAT's, schon deshalb, weil die enge räumliche Beziehung von Antheren und Narbe sowie die Kleinheit der Blüten einzelner Sippen allgemein als wichtiges Indiz für Autogamie gewertet werden können. Trotzdem müssen diese Vorstellungen ergänzt werden. Die Freilandbeobachtungen zeigen, daß die meisten Arten zwar durch ein überwiegend autogames Verhalten charakterisiert sind, jedoch ist dieses Prinzip nicht so vollkommen, daß nicht ein gewisses Maß an Fremdbestäubung möglich wäre. Die Beobachtungen am natürlichen Standort in verschiedenen Höhenstufen zeigen, daß als Blütenbesucher vor allem Hymenopteren, der Besucherzahl nach überwiegend Apiden auftreten. Daneben finden sich auch Dipteren und in alpinen Höhenlagen vor allem Lepidopteren an den Blüten ein. Diese als Bestäuber auftretenden Insekten ernten von den Blüten, soweit dies zu beobachten war, nur den Nektar.

Die Infloreszenzen der untersuchten Arten sind ohne Ausnahme traubig und in den meisten Fällen vielblütig. Die Aufblühfolge des Blütenstandes erfolgt in akropetaler Richtung. Da die Anthese der Einzelblüten zwischen 5-15 Tagen andauert und die Infloreszenzen von kräftig entwickelten Pflanzen bis zu 50 Einzelblüten hervorbringen, kann die Blühperiode einen Zeitraum von 3-6 Wochen einnehmen. Das Ende der Anthese wird durch das Einstellen der Nektarproduktion, durch das Einschrumpfen der Staubblätter und das Ausbleichen der Flügel angezeigt. Bei den Blütenfarben sind alle Farbabstufungen von tiefblau bis kräftig karminrot zu beobachten; seltener findet man auch weiße Blüten.



Als Blütenfarbstoffe wurden Cyanidin und Delphinidin chromatographisch nachgewiesen. Bei einigen Sippen scheint das Merkmal der Blütenfarbe genetisch weitgehend fixiert zu sein. So findet man bei *P. comosa* fast ausschließlich rötliche Blüten, während bei einigen Sippen aus der *P. vulgaris* Gruppe (subsp. *oxyptera*) weiße Blüten dominieren. Die Kulturbeobachtungen im Freiland des Botanischen Gartens zeigen, daß auch der Beginn der Anthese sippenspezifische Unterschiede aufweist. Bereits Anfang April blühen die ersten Pflanzen von *Polygala amarella*, denen Mitte April *P. vulgaris* und *P. amara* folgen. *P. comosa* und *P. vulgaris* subsp. *oxyptera* entfalten ihre Blüten Anfang Mai, während die ersten Blühtermine von *P. serpyllifolia* und *P. alpestris* Ende Mai liegen. Obwohl der Beginn der Anthese bei einzelnen Arten signifikante Unterschiede aufweist, ist diese zeitliche Abfolge am natürlichen Standort weitgehend von den ökologischen Bedingungen abhängig, was sich auch in der starken Überlappung der gesamten Blühperiode zum Ausdruck kommt.

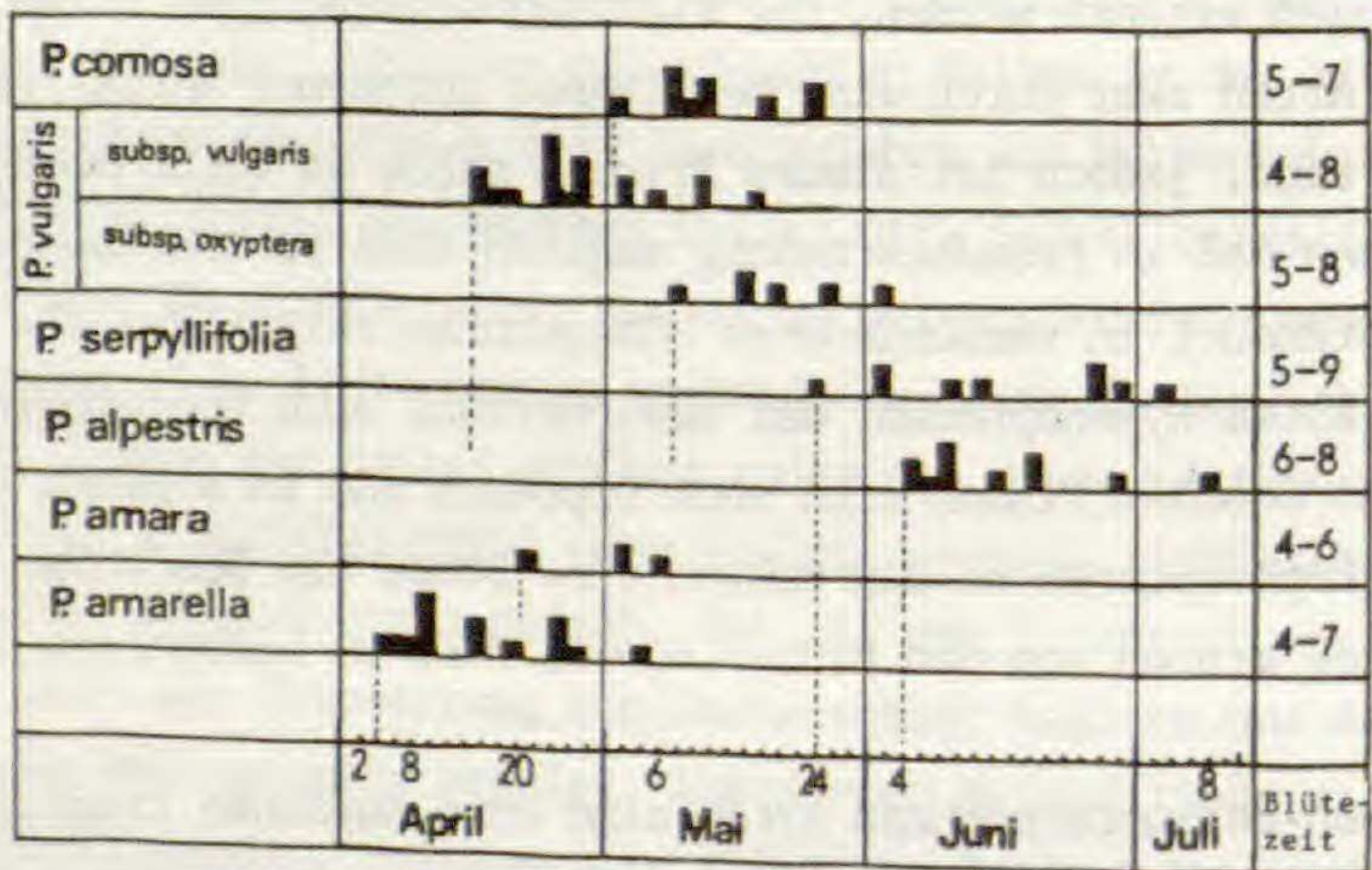


Abb. 10. Blühtermine der im Botanischen Garten kultivierten *Polygala*-Sippen. Der kürzeste Balken repräsentiert 1 Individuum.



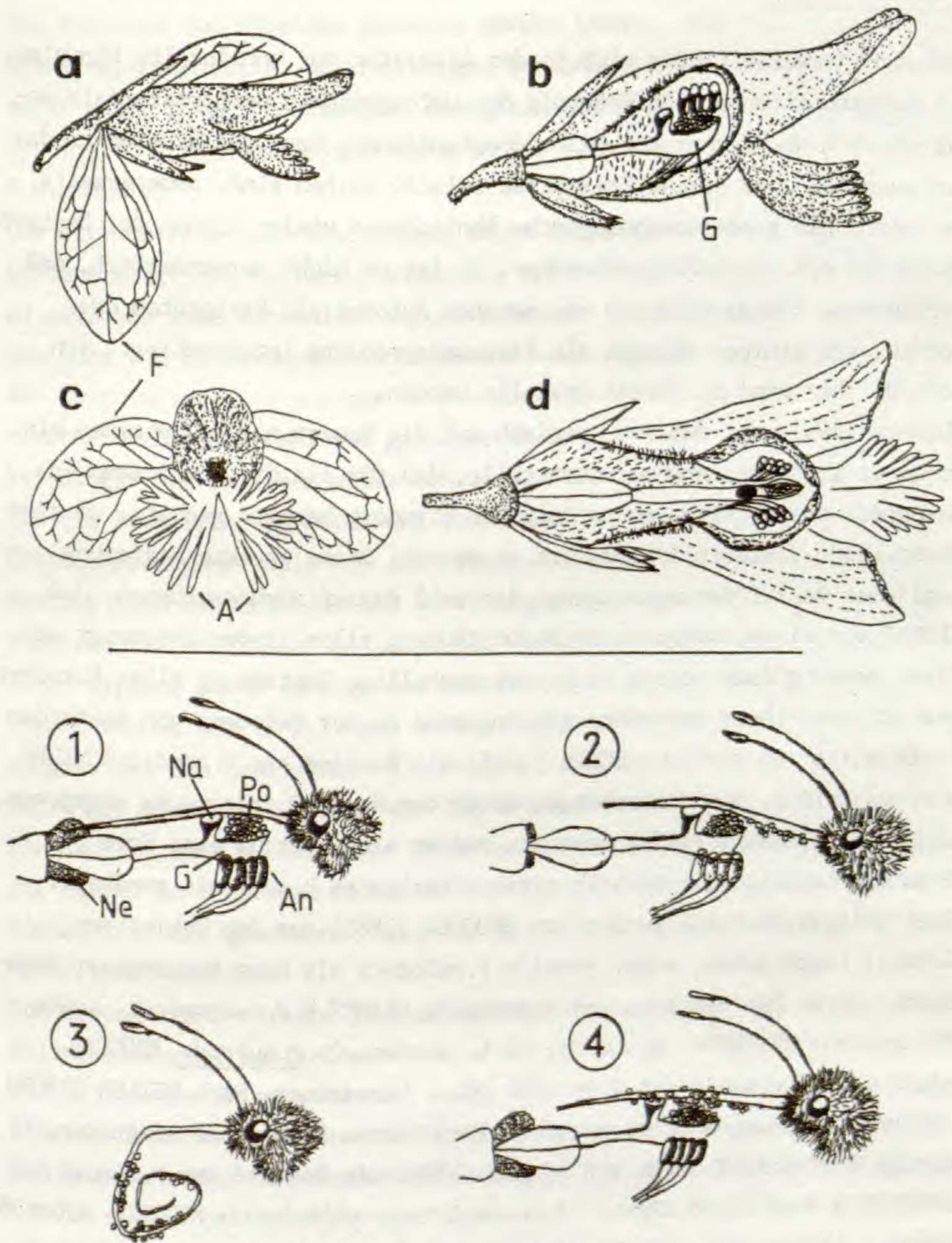


Abb. 11. Blüte von *Polygala vulgaris*: a-Seitenansicht. c-von vorne. b,d- Längsschnitt: F=Flügel, A=Anhängsel, G=Griffellöffel, Ne=Nektar, Po=Pollen, An=Antheren. 1-4 Bestäubungsmechanismus: 1-Nektarabsonderung, Einführen des Lepidopterenrüssels. 2-Berührung der Narbe und Pollenanheftung. 3,4-Pollenübertragung.



## Hybridisierung

Merkwürdigerweise finden sich in der Literatur nur vereinzelte Hinweise auf Bastardbildungen. In Kenntnis des umfangreichen Herbarmaterials sowie unter Einbeziehung der Geländebeobachtungen kann man einerseits davon ausgehen, daß solche Ereignisse relativ selten sind, andererseits ist durch die große morphologische Ähnlichkeit vieler Sippen der Bastardcharakter oft nur schwer erkennbar. So ist es nicht verwunderlich, daß verbindende Übergangsformen von manchen Autoren als Varietäten oder Formen, von einigen dagegen als Kreuzungsprodukte interpretiert, von anderen aber ganz in Abrede gestellt werden.

CHODAT (1890) geht äußerst kritisch auf die Bewertung von Hybriden ein, wobei er früheren Autoren unterstellt, daß für sie die gemeinsame Anwesenheit zweier Arten am natürlichen Standort bereits genüge, um eine abweichende Variante als Bastard zu deuten. Diese strikte Negierung jeglicher Bastardierungsvorgänge ist wohl darauf zurückzuführen, daß CHODAT von einer obligaten Selbstbestäubung aller Sippen überzeugt war. Diese Meinung fand jedoch nicht die einhellige Zustimmung aller Forscher, die aufgrund ihrer Beobachtungen durchaus an der Existenz von Bastarden festhielten. So wird von SCHUR (1866) ein Bastard aus *P. comosa* SCHKUHR x *P. vulgaris* L. aus Siebenbürgen unter dem Namen *P. intermedia* angegeben, zu dem A.W. BENNETT (1878) anmerkt, daß es sich hier um eine Form von *P. comosa* handelt, die sich in einigen Merkmalen *P. vulgaris* annähert. Zwei weitere Bastarde wurden von BRÜGGER (1882) aus dem Gebiet der Schweiz beschrieben, wobei jeweils *P. vulgaris* als eine Ausgangsart angenommen wird. Die Hybriden aus *P. amarella* CRANTZ x *P. vulgaris* L. sowie *P. alpestris* REICHENB. x *P. vulgaris* L. wurden als *P. hybrida* BRÜGGER nicht zu verwechseln mit *P. hybrida* DC. - bezeichnet. Nach SEILER (1909) fehlen von diesen äußerst zweifelhaften Formen Belege und Diagnosen. Einige Zeit darauf wurde von BORBAS (1890) ein Bastard aus *P. comosa* SCHKUHR x *P. amarella* CRANTZ (*P. amara* L. var. *officinalis* KITTEL) unter dem Namen *P. beckhausiana* aus Westfalen beschrieben, der kurze Zeit darauf auch von PODPERA (1904) aus Böhmen als *P. wilhelmi* angegeben wird. Im Jahre (1916) wurde aus Luxemburg ein Bastard aus *P. comosa* SCHKUHR x *P. calcarea* F.W. SCHULTZ als *P. ilseana* ASCHERSON & GRAEBNER angeführt. Ein offensichtlich häufiger Bastard zwischen *P. vulgaris* L. und *P. oxyptera* REICHENBACH wurde von PAWLOWSKI (1958) kurz charakterisiert und von ROTHMALER (1963) als *P. x pawlowskii* ROTHM. bezeichnet.



Obwohl diese Beobachtungen aus früheren Jahren eigentlich als Indiz für die Existenz von Hybriden gewertet werden können, sind aus neuerer Zeit keine experimentellen Untersuchungen bekannt, die sich mit dieser Problematik näher auseinandersetzen. Lediglich YEO (1952) gelang erstmals der zytologische Nachweis eines Bastards aus *P.vulgaris* L. x *P.calcareea* F.W.SCHULTZ.

Die eigenen Freilandbeobachtungen sowie Kreuzungsversuche zeigen, daß die blütenbiologische Isolation einzelner Arten nicht vollständig ist, so daß es zwischen nahe verwandten Sippen mitunter zur Bildung von Einzelhybriden oder von Hybridpopulationen kommen kann. Es ist sehr bedauerlich, daß der Bastardcharakter solcher intermediärer Formen aufgrund meist identischer Chromosomenzahl und geringer chromosomaler Differenzierung mit karyologischen Analysen nicht schlüssig nachzuweisen ist. Hinzu kommt, daß die Beweisführung durch den überwiegend quantitativen Charakter der Unterscheidungsmerkmale oft sehr erschwert wird. Von nicht geringerer Bedeutung sind die methodischen Schwierigkeiten, die bei den Kreuzungsexperimenten auftreten. Aufgrund der vorherrschenden Autogamie bei fast allen Sippen, sowie infolge der schweren Zugänglichkeit der reproduktiven Organe war es nur in geringem Umfang möglich, künstliche Hybriden zu erzeugen. Bei den zahlreichen Blütenmanipulationen kam es häufig zu Verletzungen einzelner Organe, was die nachteiligsten Folgen hatte. Die Zahl an interspezifischen Hybriden war dementsprechend gering, wobei aus Mangel an Untersuchungsmaterial Meiose-Studien entfielen. Hier beziehen sich die gewonnenen Erkenntnisse allein auf Bastardpflanzen vom natürlichen Standort.

Von besonderem Interesse in zytologischer Hinsicht war vor allem ein in Kultur erzeugter Bastard aus *P.vulgaris* L. ( $2n=68$ ) x *P.serpyllifolia* HOSE ( $2n=34$ ). Seine Chromosomenzahl wurde mit  $2n=51$  ermittelt. Aus noch ungeklärter Ursache ging dieses Individuum bereits als Jungpflanze ein, so daß Aussagen über das Meioseverhalten nicht möglich sind. Von Bedeutung ist in diesem Zusammenhang der bisher einzige Nachweis eines Bastards aus *P.vulgaris* L. ( $2n=68$ ) x *P.calcareea* F.W.SCHULTZ ( $2n=34$ ), der von YEO (1952) erbracht wurde. Die sterilen Hybriden hatten ebenfalls  $2n=51$  Chromosomen, wobei sich in der Meiose 23 Bivalente und 5 Univalente bzw. 24 Bivalente und 3 Univalente identifizieren ließen.



Eine entsprechende Kreuzung *P. vulgaris* L. x *P. comosa* SCHKUHR war dagegen nicht erfolgreich. Ebenso scheiterte eine Kreuzung mit *P. vulgaris* L. und *P. amarella* CRANTZ als Elternpflanzen. Inwieweit in diesen Fällen Inkompatibilitätsbarrieren verantwortlich sind, müssen weitere Untersuchungen zeigen. Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß durch externe und interne Isolationsfaktoren ein Genfluß zwischen den Ploidiestufen verhindert wird, während Bastardierungen zwischen nahe verwandten Sippen mit gleicher Chromosomenzahl durchaus möglich sind (s. *P. amara*- und *P. vulgaris*-Gruppe). In Abb. 12. sind die nachgewiesenen Hybriden aufgeführt und Angaben über ihre Pollenfertilität, gemessen an der Anfärbbarkeit mit KE, gemacht. Soweit möglich werden auch Beobachtungen über das Meiose-Verhalten mitgeteilt.

	Elternpflanzen		Hybriden Chr.-Zahl	Meiose	Pollen- Fertilit.
	<i>P. amarella</i> 2n=34	x <i>P. amara</i> subsp. <i>brachyptera</i> 2n=34	2n=34	17II	85-95%
	<i>P. amarella</i> 2n=34	x <i>P. alpestris</i> 2n=34	2n=34	—	70-90%
	<i>P. alpestris</i> 2n=34	x <i>P. amara</i> subsp. <i>brachyptera</i> 2n=34	2n=34	17II	60-80%
YEO	<i>P. vulgaris</i> 2n=68	x <i>P. serpyllifolia</i> 2n=34	2n=51	—	—
	<i>P. vulgaris</i> 2n=68	x <i>P. calcarea</i> 2n=34	2n=51	23II+5I 24II+3I	—
	<i>P. vulgaris</i> subsp. <i>vulgaris</i> 2n=68	x <i>P. vulgaris</i> subsp. <i>oxyptera</i> 2n=68	2n=68	34II	80-90%

Abb. 12. Zusammenstellung der zytologisch analysierten Hybriden.



## 10. Pollenstatistik

Die pollenmorphologischen Analysen zeigen, daß alle untersuchten Arten prolat-sphäroidale, polycolporate Pollenkörner besitzen. Die Colpi sind von schmal-elliptischer Form und deutlich eingesenkt. Die Apocolpien sind stark ausgeprägt, meist kreisrund oder elliptisch, häufig stark perforiert und durch zahlreiche, meridianartig verlaufende Leisten verbunden.

Die Zahl der Aperturen variiert bei den untersuchten Sippen in einem Bereich von 7-13, mit einem deutlichen Maximum bei 9 und 10 für diploide- sowie einem weiteren bei 12 für die tetraploiden Sippen.

Die Colpi (LxB, gemessen in Seitenansicht) sind 20-32  $\mu\text{m}$  lang und im Bereich der Äquators 4-7  $\mu\text{m}$  breit. In dieser Zone erfolgt auch der Durchbruch des Pollenschlauches. Die von Pol zu Pol verlaufenden Leisten sind 1,5-4  $\mu\text{m}$  breit.

Die konvex gekrümmten Apocolpien besitzen meist zahlreiche Perforationen im Tectum. Diese Poren sind überwiegend rundlich, seltener nieren- oder hantelförmig (durch Fusion benachbarter Poren) und 2-7  $\mu\text{m}$  im Durchmesser; der Porenabstand beträgt im Minimum 1-2  $\mu\text{m}$  und im Maximum 3-5  $\mu\text{m}$ . Eine genaue Analyse der Exineoberfläche im REM erbrachte keine weiteren Hinweise auf eine strukturelle Feindifferenzierung; in allen Fällen war eine + glatte Oberfläche zu beobachten.

	2n	Pollenmessungen		P/E	Colpi		Apocolpium		Poren	
		VB( $\mu$ )	$\bar{x}$ ( $\mu$ )		Anzahl	LxB( $\mu$ )	$\varnothing\mu$	Fläche	Zahl	
P. amara	34	25 — 35	29	1,1	8—11 9	22 x 5	21	346	2—8	
P. amarella	34	25 — 35	28	1,1	8—11 9	20 x 5	20	314	1—6	
P. alpina	34	25 — 33	29	1,1	7—10 9	20 x 4	22	380	0—5	
P. alpestris	34	25 — 36	30	1,1	8—11 9	21 x 6	24	452	2—10	
P. vulgaris	68	35 — 52	45	1,1	10—13 12	32 x 7	30	707	1—20	
P. comosa	34	30 — 42	36	1,1	9—12 10	26 x 5	24	452	1—12	
P. serpyllifolia	34	27 — 40	36	1,1	9—12 10	25 x 6	24	452	2—15	

Abb. 13. Vergleich der pollenmorphologischen Daten diploider- und polyploider Sippen.



Die in Abb. 13. angegebenen Daten, stimmen mit vergleichbaren Literaturangaben (ERDTMAN 1969, 1971) sehr gut überein. Nur jene Daten, die ERDTMAN (1969) für *P. vulgaris* publizierte, weichen bezüglich der Pollengröße ( $38 \times 35 \mu\text{m}$ ), sowie im Apocolpium-Durchmesser ( $20 \mu\text{m}$ ) deutlich von späteren Untersuchungsergebnissen ab. Unter Berücksichtigung der eigenen Meßwerte könnte man durchaus eine Verwechslung mit *P. comosa* in Erwägung ziehen. Demgegenüber stimmen die Angaben für *P. serpyllifolia* (Pollengröße  $33 \times 30 \mu\text{m}$ ; Colpi 9-11) wieder sehr genau mit den eigenen Befunden überein.

Die Pollenkorn-Mikrotomschnitte der untersuchten Arten zeigen in ihrer Ultrastruktur keine signifikanten Unterschiede, wenngleich bei den tetraploiden Sippen eine geringfügige Zunahme der Exine-Dicke festzustellen ist. Die näher analysierten Ultradünnschnitte von *P. vulgaris* und *P. amarella* entsprechen dem bisher bekannten Exineaufbau. Die Dicke der Exine wurde mit etwa 4  $\mu\text{m}$  bestimmt. Die Proportionen der Exinestrata (Sexine/Nexine-Quotient) variieren zwischen 2,5/1,0 und 3/2, sind also in allen Fällen leicht zu Gunsten des Sexineanteils verschoben.

Die Pollenmessungen an den Sippen mit bekannter Chromosomenzahl zeigen, daß innerhalb zusammengehöriger Komplexe, die Arten gleicher Ploidiestufe auch etwa gleichgroße Pollenkörner besitzen, während mit dem Übergang von der Diploid- zur Tetraploidstufe ein Ansteigen der Pollengröße um 20-35 % festzustellen ist. Mit zunehmender Ploidiestufe kommt es auch zu einer deutlichen Vergrößerung der Apocolpien sowie zu einer Erhöhung der Aperturenzahl. Darüber hinaus läßt sich eine weitere Korrelation zwischen Ploidiestufe und Antherenlänge beobachten (Abb. 14.).

Aus den Verteilungskurven wird erkennbar, daß innerhalb der diploiden Sippen signifikante Unterschiede in den Ausgangsgrößen bestehen und demzufolge zwei Größenklassen auftreten.



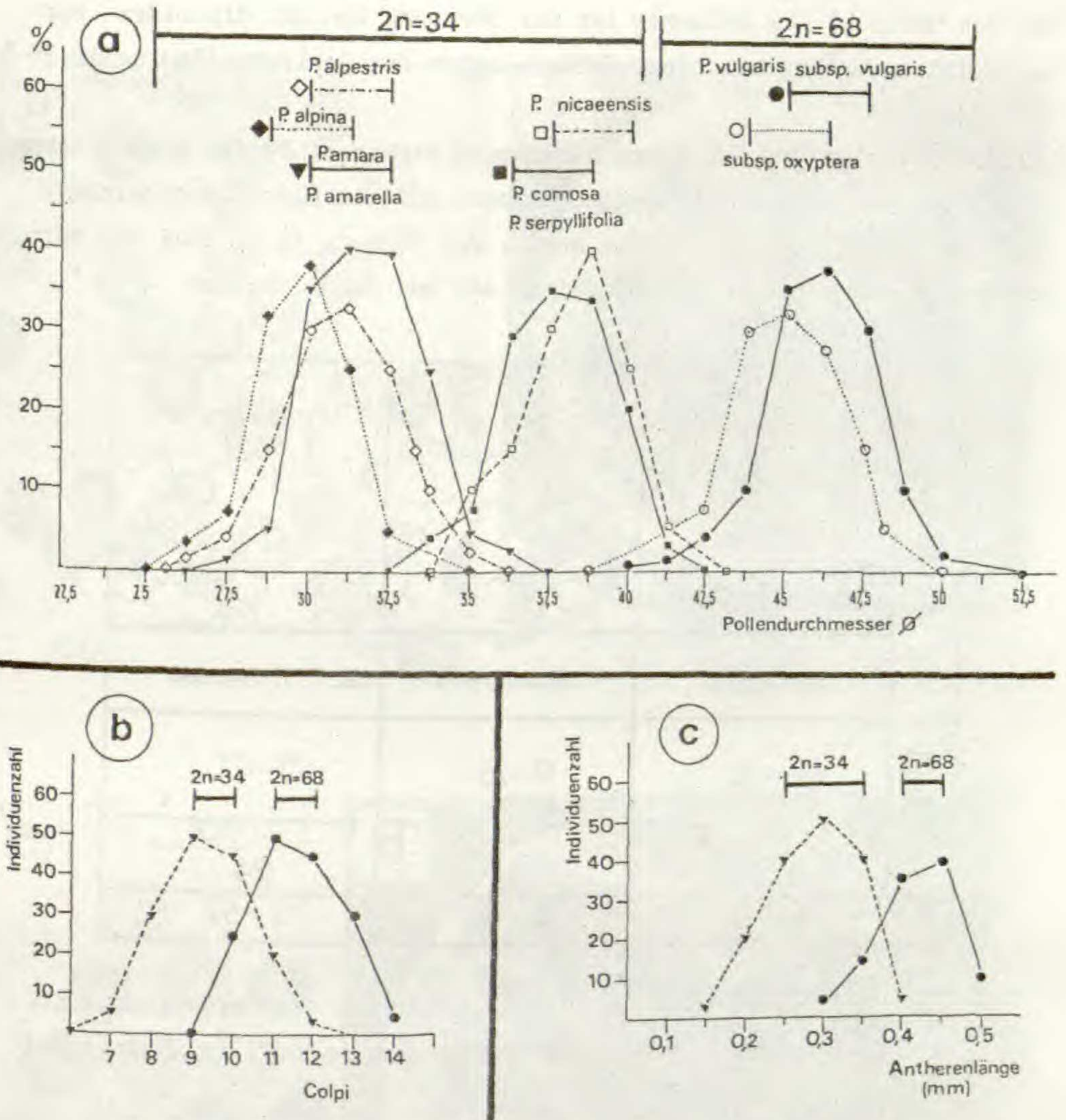


Abb. 14. Zusammenhang zwischen Ploidiegrad und Pollenkorngröße.

a- Verteilungskurven diploider-( $2n=34$ ) und tetraploider ( $2n=68$ )

Sippen. b, c-Beziehung zwischen Ploidiestufe und Zahl der Aperturen (=Colpi) sowie Länge der Antheren.

Da bei zahlreichen Polyploidreihen neben der Pollengröße auch die Größe der Stomata (Länge der Schließzellen) zunimmt, wurde auch dieses Merkmal in die Untersuchungen miteinbezogen. Für die Messungen wurde die Länge der Schließzellen in der unteren Epidermis eines mittleren Stengelblattes herangezogen.



Bei der Mehrzahl der Pflanzen ist der Übergang von der diploiden- zur tetraploiden Valenz mit einer Größenzunahme der Schließzellen um 10-20 % verbunden.

Mit der Vergrößerung der Stomata ist auch eine geringfügige Herabsetzung in der Dichte der Spaltöffnungen, bezogen auf die Blattflächeneinheit (D/F) zu beobachten. So ist die Anzahl der Stomata je  $\text{mm}^2$  bei den tetraploiden Pflanzen um 10-25 % niedriger als bei den Diploiden.


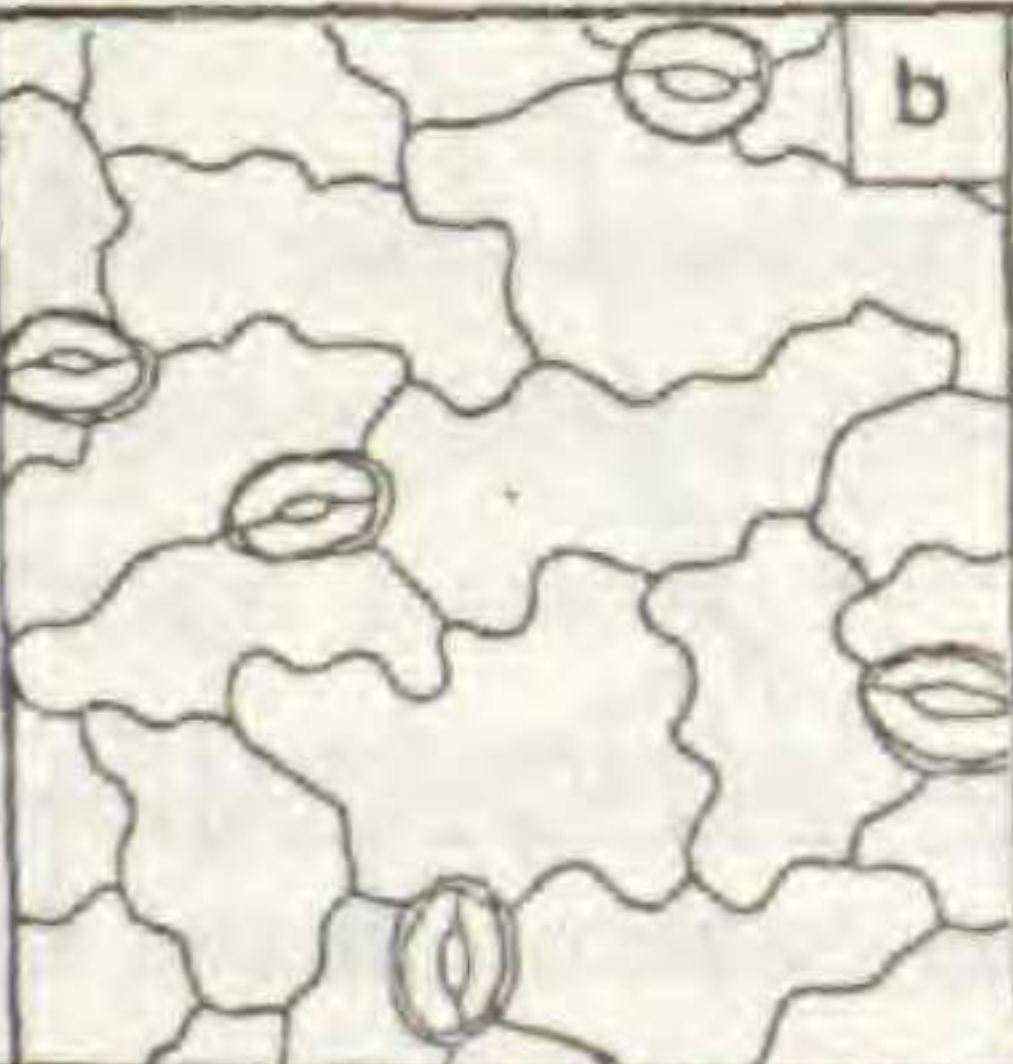

Stomata			
	<i>P. vulgaris</i>	<i>P. amarella</i>	<i>P. comosa</i>
VB $\mu\text{m}$	25—32	17—25	21—27
$\bar{x}$	27	22	24
D/F	25—40	50—60	40—50

Abb. 15. Korrelation zwischen Stomatagröße (VB=Variationsbreite,  $\bar{x}$ =Mittelwert) und Dichte pro Flächeneinheit (D/F) in Abhängigkeit von der Ploidiestufe.

Die aufgezeigten Korrelationen haben nicht nur für die Pollengröße und Stomatalänge ihre Gültigkeit, sondern sind auch für andere Zelltypen charakteristisch. Neben einer geringfügigen Vergrößerung der Epidermiszellen treten auch Unterschiede in der Kronröhrenbehaarung auf.

Aus den Untersuchungen geht hervor, daß die Ermittlung der Stomatagröße als zusätzliches Kriterium zur Festlegung der Ploidiestufe herangezogen werden kann, wenngleich den Pollenmessungen diesbezüglich Priorität beizumessen ist.



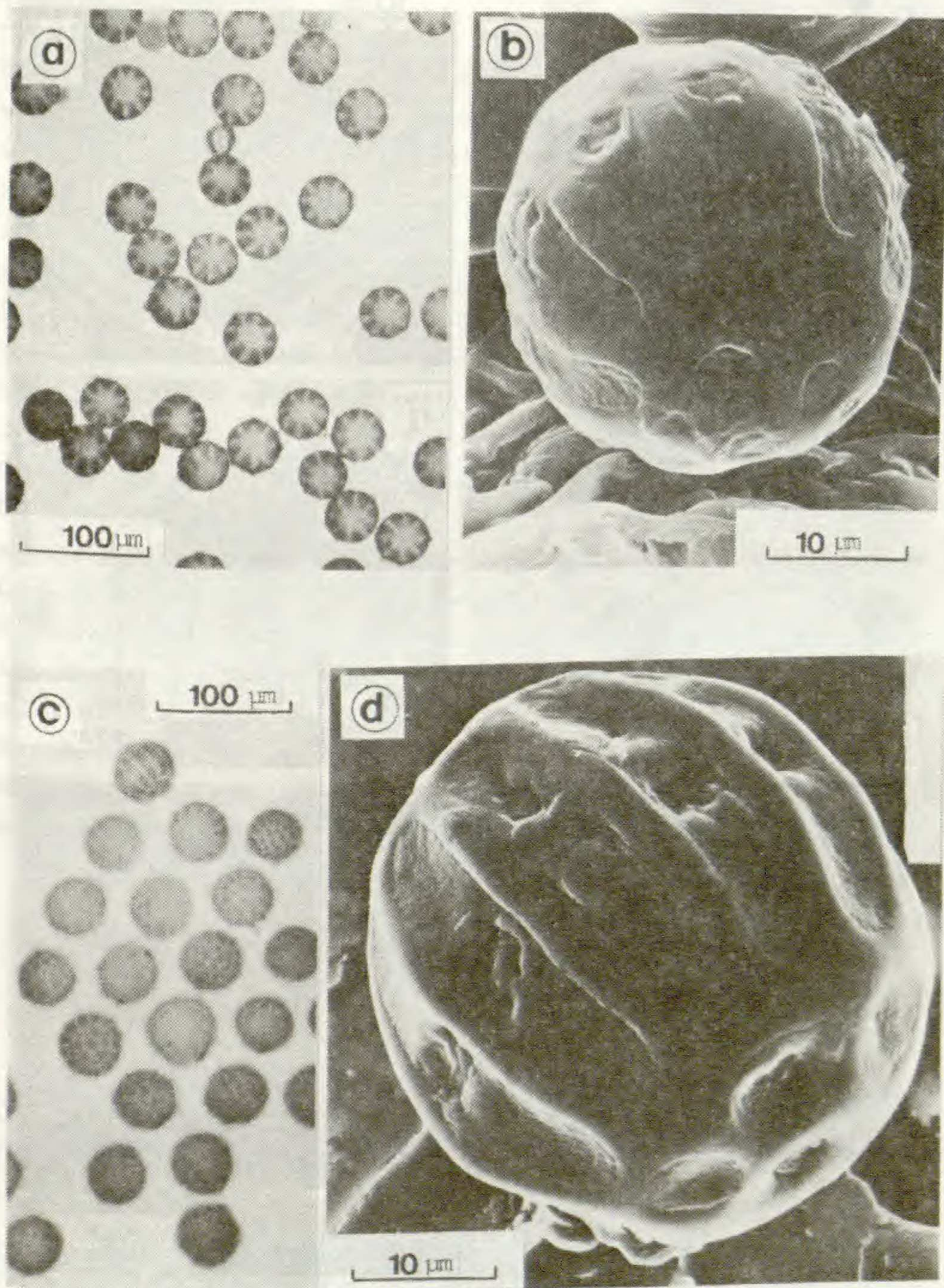


Abb. 16. Vergleich der Pollengrößen und Feinstrukturen zwischen *P. amarella* ( $2n=34$ ) und *P. vulgaris* ( $2n=68$ ). a,c-Lichtmikroskopische Darstellung, ca. 200 x. b,d-REM-Aufnahmen, ca. 2400 x.



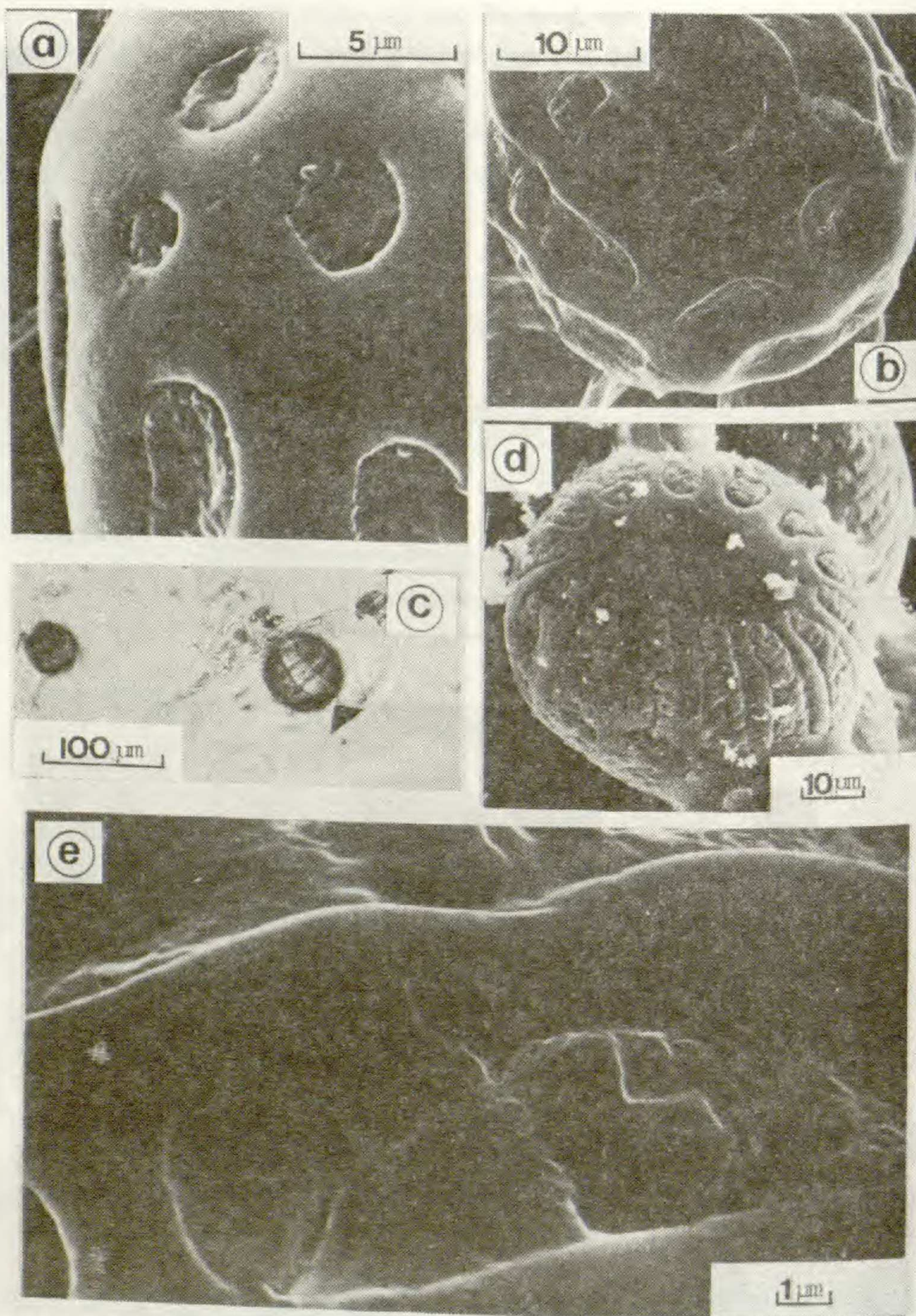


Abb. 17. Pollenfeinstrukturen, *P. amarella*. a, b-Polansicht, Apocolpium mit Poren. c-Äquatorialansicht, Zone des Pollenschlauch-Durchbruches (Pfeil). d-Zum Vergleich *P. chamaebuxus*, Apocolpium ohne Perforationen, mit 14 Colpi. e-Colpus, begrenzt von 2 Leisten.



## 11. Samenuntersuchungen

Die schwarz-braun pigmentierten Samen sind bei allen Arten von länglich-eiförmiger Form, im Bereich der Mikropyle verschmälert, an der Chalaza etwas bauchiger und an den Innenseiten leicht zusammengedrückt. Die weißen Samenhaare sind einzellig, oberflächlich warzig strukturiert und mit einer verdickten Außenwand versehen. Sie sitzen am Samen sowohl schopfartig am Elaiosom als auch auf der gesamten Oberfläche.

Bei den Samen-Untersuchungen hat sich gezeigt, daß neben der Ausgestaltung des Elaiosoms (Länge der Seitenlappen) ein weiteres taxonomisch brauchbares Merkmal in der Samenbehaarung liegt. Dies trifft insbesondere für die *P. amara*-Gruppe zu. Während *P. amarella* durch eine sehr spärliche kurzborstige und steif abstehende Behaarung charakterisiert ist, findet man bei *P. amara* ein dicht anliegendes Indument, das zahlreiche Langborsten aufweist. Alle anderen untersuchten Sippen entsprechen ebenfalls dem Langborstentyp, wobei vor allem *P. vulgaris* durch eine sehr dichte und extrem lange Behaarung ausgezeichnet ist. *P. comosa* und *P. serpyllifolia* sind ebenfalls diesem Typ zuzuordnen, jedoch werden diese Extremwerte nicht erreicht. Bei *P. alpestris* und *P. alpina* tritt die Zahl der langen Borsten etwas zurück; ebenso nimmt auch die Dichte geringfügig ab. Samen mit vollständig reduziertem Indument sind sehr selten, wurden aber sowohl bei *P. amarella* als auch bei *P. vulgaris* beobachtet.

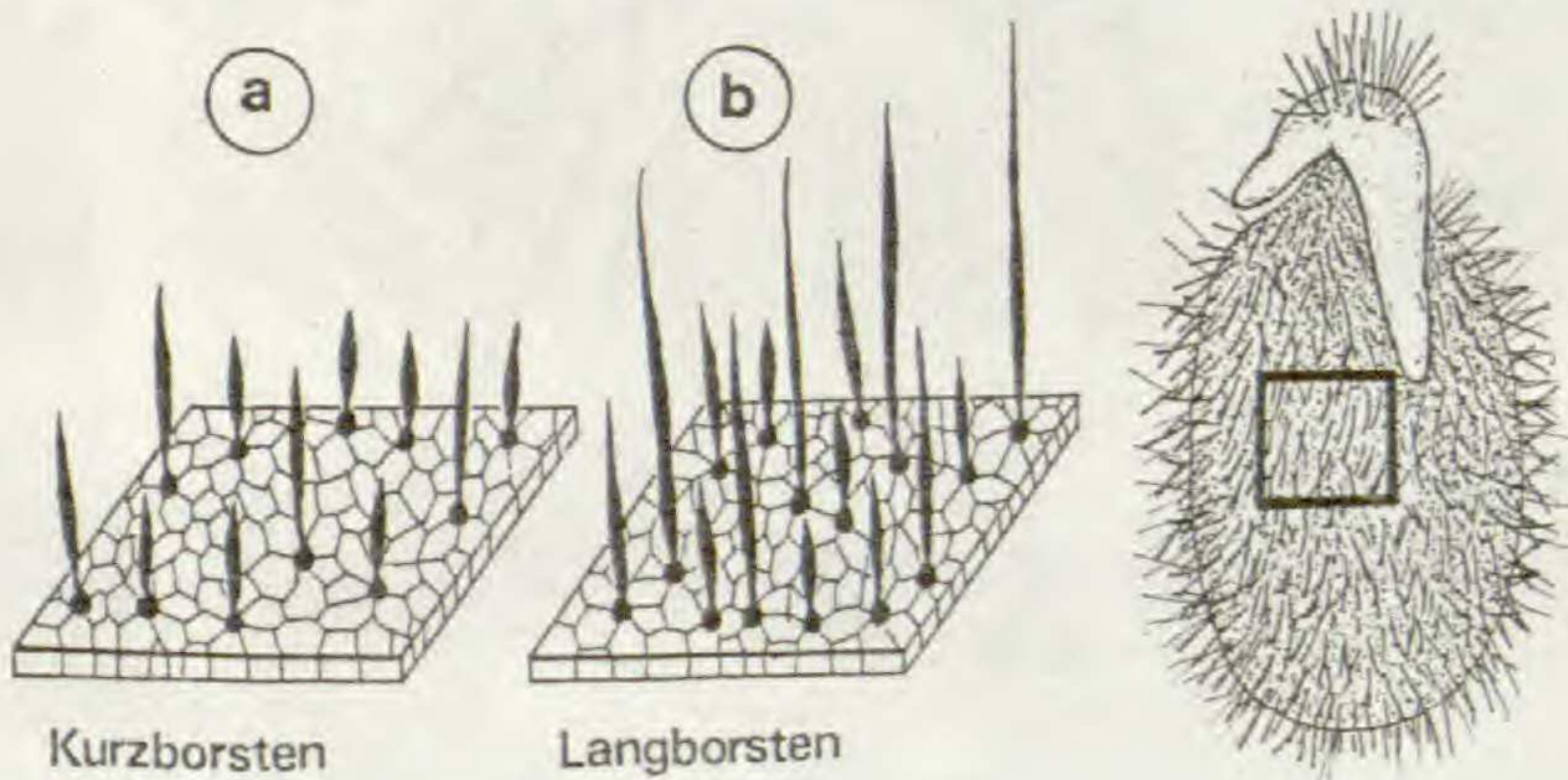


Abb. 18. Grund-Muster der Samenbehaarung. a-Kurzborsten (150-250  $\mu\text{m}$ ).  
b-Kurzborsten und lange Borsten (250-500  $\mu\text{m}$ ). Dargestellt ist ein  
Ausschnitt aus der Samenoberfläche (250  $\mu\text{m}$  x 250  $\mu\text{m}$ ).







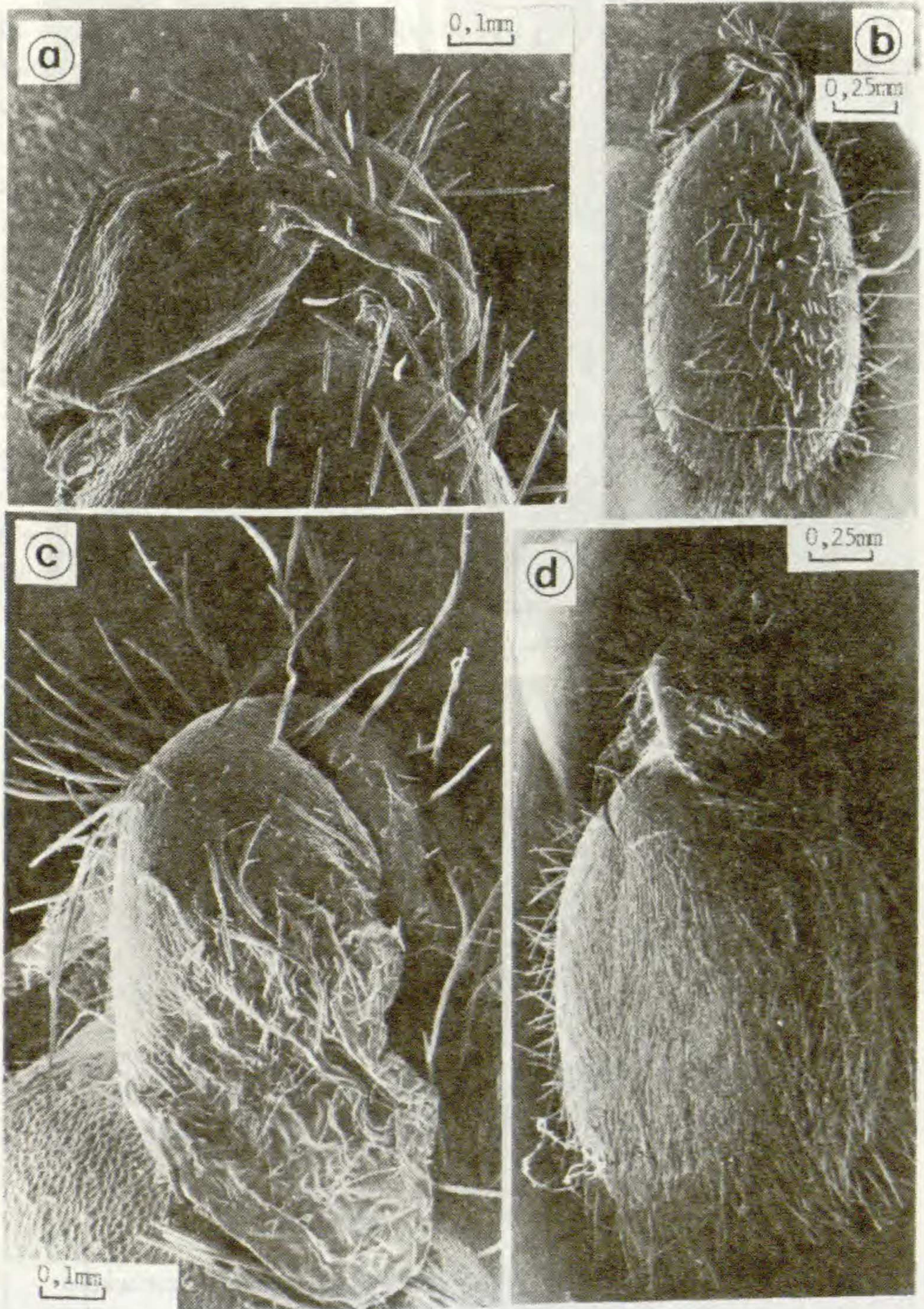


Abb. 20. Vergleich der Samenbehaarung zwischen *P. amarella* (b-Kurzborsten-Typ) und *P. vulgaris* (d-Langborsten-Typ). a,c-Teilansicht, Behaarung des Samenanhängsels. (REM-Aufnahmen, a,b-ca.100 x. b,d-ca. 30x.



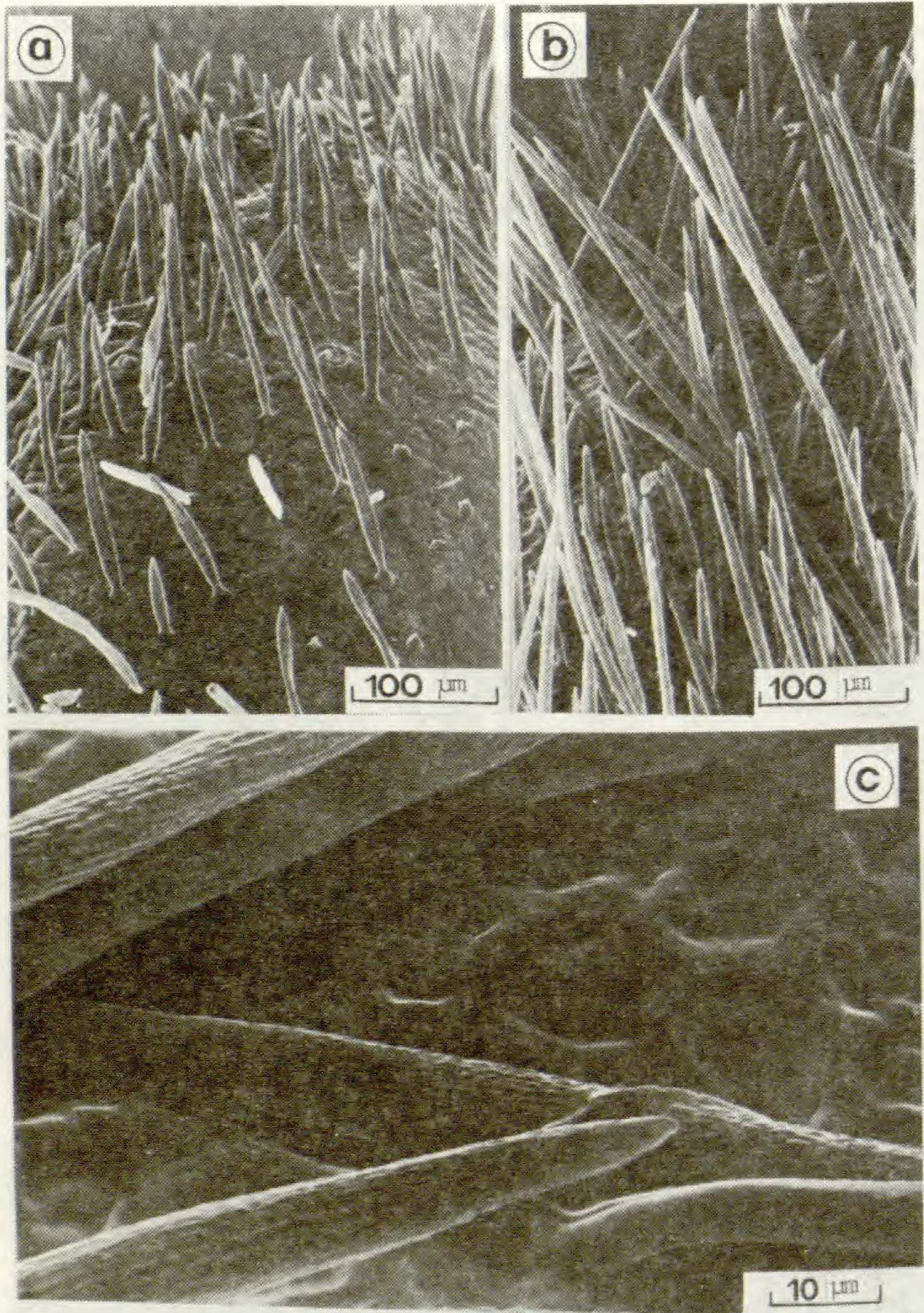


Abb. 21. Vergleich der Samenbehaarung von *P. amarella* (a-Kurzborsten-Typ) und *P. vulgaris* (b-Langborsten-Typ). Detailausschnitt ca. 200 x. c- Insertion und Oberflächenstruktur der Borsten sowie Feinbau der Samenepidermis (ca. 1000 x).



## 12. Phytochemische Analysen

Da unsere Kenntnisse über die speziellen Inhaltsstoffe der europäischen *Polygala*-Arten noch sehr unzureichend sind, ist es nicht verwunderlich, daß phytochemische Merkmale bei der Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen bisher keine Anwendung fanden. In der vorliegenden Arbeit schien diesbezüglich ein erster Ansatzpunkt gegeben, da alle Sippen aus der *P. amara*-Gruppe durch das Vorkommen von Bitterstoff ("Polygamarin") charakterisiert sind, ein Merkmal, das in fast alle Bestimmungsschlüssel Eingang gefunden hat und den übrigen Arten fehlt.

Die dünnschichtchromatographischen Untersuchungen zeigen, daß alle Sippen durch ein typisches Muster an terpenoiden Verbindungen ausgezeichnet sind. Auch bei der Bittersubstanz dürfte es sich dem chromatographischen- und chemischen Verhalten nach sowie aufgrund der im Augenblick vorliegenden spektroskopischen Daten um ein Terpenderivat handeln.

Die vergleichenden DC-Untersuchungen an Drogenextrakten aus verschiedenen Arten erbrachte das in Abb. 22. dargestellte Chromatogramm.

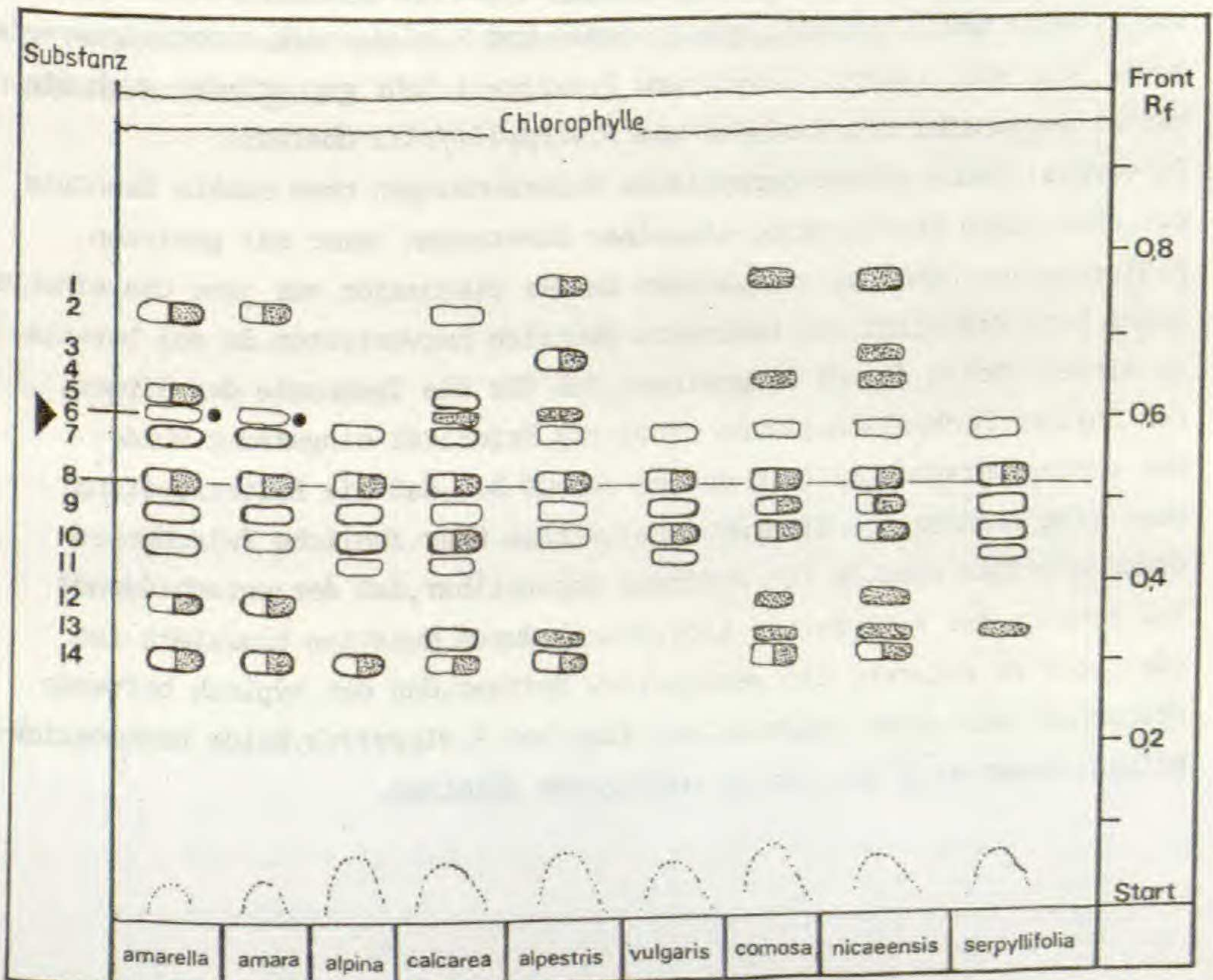


Abb. 22. Vergleich der DC-Spektren der untersuchten *Polygala*-Arten.  
 ◐ = Fluoreszenz LW (366nm). ○ = Fluoreszenzlösung KW (254nm).



Aus dem Chromatogramm wird ersichtlich, daß viele Verbindungen (z.B. Zucker) an der Startlinie verbleiben, während die Chlorophylle nahe der Lösungsmittelfront laufen. Bis in den mittleren Rf-Bereich hinein kann man mehrere gelblich-braune Zonen verfolgen, die durch Gerbstoffe sowie durch flavonoide Verbindungen hervorgerufen werden. Für die vergleichenden Untersuchungen wurden die im Chromatogramm als 1-14 ausgezeichneten Zonen herangezogen. Berücksichtigung fanden neben den UV-Fluoreszenzen und Lösungen auch die speziellen Reaktionen mit verschiedenen Sprühreagentien.

Die bei UV-254 nm erkennbare Zone 6 ( $R_f=0,6$ ) ist für das taxonomisch wichtige Merkmal Bitterstoff verantwortlich. Diese Bande läßt sich nur im kurzwelligen Licht bei *P. amara* und *P. amarella* nachweisen. An gleicher Stelle beobachtet man auch bei *P. alpestris* und *P. calcarea* eine allerdings nur im langwelligen Bereich fluoreszierende Zone. Bei *P. alpina* sowie den übrigen Arten fehlt diese Komponente offensichtlich vollständig. Allen Arten gemeinsam ist die Substanz 8 ( $R_f=0,52$ ), die mengenmäßig sicherlich den Hauptanteil der terpenoiden Verbindungen stellt.

Eine erstaunlich große Ähnlichkeit zeigen die chromatographischen Muster von *P. amara* und *P. amarella*, von *P. comosa* und *P. nicaeensis* subsp. *nicaragensis* sowie jene von *P. serpyllifolia* und *P. vulgaris*. Sehr gut stimmen auch die Verteilungsmuster von *P. alpina* und *P. serpyllifolia* überein.

Da vergleichende chromatographische Untersuchungen ohne exakte Kenntnis der chemischen Konstitution einzelner Substanzen immer mit gewissen Fehlerquellen behaftet sind, wurden in der Diskussion nur jene Übereinstimmungen berücksichtigt, die besonders deutlich hervortreten. Es sei bereits an dieser Stelle darauf hingewiesen, daß für die Taxonomie der Sippen, den übrigen Merkmalskomplexen eindeutig Priorität eingeräumt wurde. Das chromatographische Bild deutet darauf hin, daß die Bittersubstanz über eine Sequenz von Biosyntheseschritten über ähnliche Zwischenprodukte gebildet wird. Es ist durchaus vorstellbar, daß der entscheidende Teilschritt der Bitterstoff-Biosynthese durch Mutation blockiert ist oder aber es entsteht ein verändertes Derivat, das den typisch bitteren Geschmack nicht mehr aufweist, wie etwa bei *P. alpestris*. Beide Denkmöglichkeiten lassen sich aus dem Chromatogramm ableiten.



Die Untersuchungen erbrachten keine Hinweise, daß der Gehalt an Bitterstoff im Laufe der Zeit abnimmt oder erst in einer bestimmten Entwicklungsphase gebildet wird. Sowohl in den Keimblättern als auch in den Blättern mehrjähriger Pflanzen ist Bitterstoff nachweisbar. Die Vermutung, daß möglicherweise die Gene für die Bitterstoffsynthese im Laufe der Entwicklung inaktiviert werden oder aber eine Induktion von außen notwendig ist, konnte nicht bestätigt werden.

Die Untersuchungen an einer Bastard-Population von *P. alpestris* x *P. amarella* deuten darauf hin, daß das Merkmal "Bitterstoff" dominant vererbt wird. Die in der  $F_2$ -Generation erfolgende Aufspaltung im Verhältnis 3:1 bitter:nicht bitter würde eine Erklärung dafür liefern, warum einige Bastardpflanzen nicht bitter schmecken.

Wenngleich ein abgesicherter Beweis im Augenblick noch fehlt, so spricht doch vieles dafür, daß die Bittersubstanz "Polygamarin" zur Gruppe der Iridoide gehört. Dieser Befund wäre insofern von höchstem Interesse, als ein Vorkommen dieser Verbindungsklasse nach dem derzeitigen Kenntnisstand (DAHLGREN, 1980) innerhalb der Überordnung der *Rutanae* bisher nur für die *Rutales* bekannt ist. Der erstmalige Nachweis für die Ordnung der *Polygalales* wäre aus der Sicht des Chemosystematikers ein überaus bedeutendes Ereignis.



### 13. Bestimmungsschlüssel

#### Bemerkungen

Beim Benutzen des Schlüssels ist darauf zu achten, daß er vornehmlich für den mitteleuropäischen Raum gefertigt wurde. Hinweise zur Meßtechnik sind den Abb. 1. und 2. zu entnehmen. Zur sicheren Bestimmung sollten nach Möglichkeit fruchtende Pflanzen zur Verfügung stehen. Dabei ist zu beachten, daß nur voll ausgereifte Früchte berücksichtigt werden. Das Reifestadium läßt sich an der Samenfarbe und dem Ausbleichungsgrad der Fruchtflügel erkennen. In der Regel sollten die Samen eine schwarzbraune Färbung erreicht haben und die Flügel keinen Blütenfarbstoff mehr enthalten, wobei die  $\pm$  grüne Nervatur deutlich sichtbar wird.

Als Orientierungshilfe sind in Abb. 23. die wichtigsten Wuchsformen sowie die Art der Beblätterung einzelner Sippen und Artengruppen halb-schematisch dargestellt.

- 1 Grundblätter elliptisch-lanzettlich, kleiner als die  $\pm$  gleich-gestalteten Stengelblätter, mitunter gedrängt, aber keine basale Rosette bildend ..... 6
- 1\* Grundblätter verkehrt-eiförmig bis spatelig, etwa doppelt so lang wie die verschieden gestalteten,  $\pm$  lanzettlichen Stengelblätter, eine grundständige Rosette bildend ..... 2
- 2 Stengel am Grund ausläuferartig niederliegend, blattlos ; Rosette  $\pm$  locker, mit mehreren blattachselständigen Infloreszenzen; Flügel-nervatur meist geschlossen, mit 2-8 Netzmaschen; Samenanhängsel etwa 1/2 der Samenlänge erreichend; Tragblatt 1,6-3,0 mm, länger als der Blütenstiel oder gleichlang ..... P. calcarea F.W.SCHULTZ
- 2\* Stengel aufsteigend oder aufrecht; Rosette kompakt; Flügelnervatur offen, nur selten mit 1-4 Netzmaschen; Samenanhängsel 1/4-1/3 der Samenlänge erreichend; Tragblatt kürzer als der Blütenstiel oder gleichlang ..... 3



- 3 Tragblatt den Vorblättern ähnlich, nur halb so lang wie der Blütenstiel, 0,7-1,2 mm lang; Pflanze 2-8 cm hoch; Stengelblätter sehr klein, nicht bitter; Infloreszenzen an der Rosette seitenständig; oft mit sterilem Mitteltrieb; wenigblütig; Blüten meist hellblau; Flügel elliptisch-lanzettlich, 3,5-5,5/1,2-2,2 mm ..... P. alpina (POIRET) STEUDEL
  
- 3\* Tragblatt länger als die Vorblätter, etwa so lang wie der Blütenstiel, 1,0-2,6 mm lang; Pflanze 5-30 cm hoch; alle Blätter gallig bitter; Infloreszenzen aus der Mitte der Rosette entspringend; ohne sterilen Trieb; vielblütig ..... 4
  
- 4 Flügel länglich-eiförmig, 3,0-5,1/1,2-2,2 mm, so lang oder kürzer als die Kapsel und immer deutlich schmaler; Samen mit Kurzborsten, 1,5-2,1 mm lang; Elaiosomlappen etwa gleichlang, 0,3-0,6 mm; Fransen des Kronblattanhängsels 6-14; Einschnürung undeutlich; Kelchblätter unter 3,0 mm; Stengelblätter im oberen Drittel am breitesten, + stumpf..... P. amarella CRANTZ
  
- 4\* Flügel breit-elliptisch bis verkehrt-eiförmig, 4,8-8,5/2,0-5,5 mm, länger als die Kapsel, gleichbreit oder wenig schmaler; Samen mit Kurz- und Langborsten, 2,1-2,8 mm lang; Elaiosomlappen ungleich, 0,6-1,0 mm; Fransen des Kronblattanhängsels 12-35; Einschnürung deutlich; Kelchblätter über 3,0 mm; Stengelblätter etwa in der Mitte am breitesten, + zugespitzt..... P. amara L.
  
- 5 Flügel breit-elliptisch, 6,0-8,5/3,5-5,5 mm, fast doppelt so lang wie die Kapsel und etwa gleichbreit; häufig mit 1-4 Netzmaschen; Krone etwa so lang wie die Flügel, über 6,0 mm, der freie Teil deutlich länger als der geschlossene; Kelchblätter 3,8-5,6 mm lang, die Einschnürung weit überragend und fast 2/3 der Kapsellänge erreichend..... P. amara subsp. amara
  
- 5\* Flügel länglich-eiförmig, 4,8-6,5/2,0-4,4 mm, höchstens 1/3 länger als die Kapsel und schmaler; selten mit 1-2 Netzmaschen; Krone kürzer als die Flügel, unter 6,0 mm, der freie Teil etwa so lang wie der geschlossene; Kelchblätter 3,0-4,3 mm lang, die Einschnürung wenig überragend; etwa 1/2 der Kapsellänge erreichend ..... P. amara subsp. brachyptera (CHODAT) HAYEK



- 6 Tragblatt lineal-lanzettlich, 2,2-5,0 mm lang, 2-3 mal so lang wie der Blütenstiel, + gewimpert; Blütenstand schopfig, kegelförmig, auch zur Fruchtzeit dicht; Blüten meist rötlich; Krone etwa so lang wie die Flügel; Flügel 3,5-7,5/2,2-4,5 mm; Nervatur undeutlich, mit 0-6 Netzmaschen ..... P.comosa SCHKUHR
- 6\* Tragblatt eiförmig, 0,7-2,6 mm lang, etwa so lang wie der Blütenstiel oder kürzer, kahl; Blütenstand nicht schopfig, + pyramidal, zur Fruchtzeit locker; Blüten blau, weiß oder bräunlich ..... 7
- 7 Flügelnervatur offen, selten mit 1-4 Netzmaschen, Seitennerven wenig verzweigt; Flügel 4,5-7,0/2,0-3,5 mm; Kelchblätter bis zur Einschnürung reichend; Krone so lang wie die Flügel oder kürzer; Hautrand der Kapsel schmal; Griffel kürzer als der Fruchtknoten ... ..... 8
- 8 Fransen 8-25; Flügel verkehrt-eiförmig, symmetrisch, etwa so breit wie die Kapsel; Blüten blau.... P.alpestris REICHENB.
- 9 Flügel 3,5-5,8 mm lang, etwa so lang wie die Kapsel; Blütenstand + dicht, kurz; Tragblatt 1,1-1,8 mm lang; Krone so lang wie die Flügel; Fransen 8-16; Kapsel ungestielt; Grundblätter deutlich kleiner als die vergrößerten oberen Stengelblätter ..... P.alpestris subsp.alpestris
- 9\* Flügel 5,5-7,5 mm lang, deutlich die Kapsel überragend; Blütenstand + locker, verlängert; Tragblatt 1,5-2,6 mm lang; Krone kürzer als die Flügel; Fransen 14-26; Kapsel kurz gestielt; Grundblätter + vergrößert, rosettenartig angeordnet, etwa so lang wie die Stengelblätter ..... P.alpestris subsp.croatica (CHODAT) HAYEK
- 8\* Fransen 4-8; Flügel lanzettlich, asymmetrisch, sichelförmig, schmaler als die Kapsel; Blüten bräunlich-rot ..... P.carueliana (A.W.BENN.) BURNAT ex CARUEL



- 7\* Flügelnervatur geschlossen, mit 4-20 Netzmaschen, Seitennerven stark verzweigt; Flügel 4,0-10,0/2,0-5,5 mm; Kelchblätter kürzer als die Einschnürung, selten gleichlang; Krone länger als die Flügel; Hautrand der Kapsel meist breit; Griffel so lang oder länger als der Fruchtknoten..... 10
- 10 Untere Blätter + schuppenförmig, gegenständig, die oberen fast paarweise genähert; seitliche Infloreszenzen den Haupttrieb überragend, 5-10 blütig; Tragblatt sehr kurz, nur halb so lang wie der Blütenstiel, den beiden Vorblättern ähnlich; Blüten hellblau; Flügel lanzettlich, 5,0-7,5/2,0-3,5 (4,0) mm .....  
.....P. serpyllifolia HOSE
- 10\* Untere Blätter wechselständig, bisweilen an der Basis gehäuft; seitliche Infloreszenzen fehlend oder dem Haupttrieb untergeordnet; + vielblütig ..... 11
- 11 Blüten blau oder violett; Pflanze + aufrecht, kräftig, vielstengelig; obere Stengelblätter deutlich vergrößert, 25-40 mm lang, die Grundblätter elliptisch, oft genähert; Flügel am Grund + genagelt, etwa so breit wie die Kapsel, mit 6-20 Netzmaschen; Fransen sehr zahlreich, 14-32; Griffel so lang wie der Fruchtknoten ..... P. vulgaris L.
- 12 Flügel verkehrt-eiförmig, 6,0-8,5/3,5-5,0 mm, die Kapsel wenig überragend; Tragblatt 0,8-1,8 mm lang, so lang wie der Blütenstiel oder kürzer, kahl; Krone länger als die Flügel; Kelchblätter 2,8-4,0 mm lang, etwa halb so lang wie der geschlossene Teil der Krone; Pflanze 5-25 cm hoch ..... P. vulgaris subsp. vulgaris
- 12\* Flügel breit-elliptisch, 8,0-10,5/4,5-5,5 mm, fast doppelt so lang wie die Kapsel; Tragblatt 1,6-2,6 mm lang, wenig länger als der Blütenstiel, + ciliat; Krone und Fransen etwa so lang wie die Flügel; Kelchblätter 3,5-5,0 mm lang, bis zur Einschnürung reichend; Blüten meist rötlich-violett; Pflanze 20-40 cm hoch.....  
..... P. vulgaris subsp. calliptera (LE GRAND) ROUY & FOUC.



11\* Blüten weiß; Pflanze + aufsteigend-aufrecht, zierlich, wenigstengelig; obere Stengelblätter wenig vergrößert, 10-30 mm lang; Flügel am Grund + keilförmig, schmaler als die reife Kapsel, mit 4-8 Netzmaschen; Fransen meist wenige, 8-16 (22); Griffel länger als der Fruchtknoten ..... 13

13 Pflanze 15-25 cm hoch, mit mehreren aufrechten Trieben; Tragblatt so lang wie der Blütenstiel; Blütenstand vielblütig, verlängert, + locker; Flügel lanzettlich 6,0-7,5/2,0-3,5 mm, deutlich schmaler als die längliche Kapsel und etwa 1/3 länger; Kapsel 5,0-6,0/4,0-5,0 mm, mit breitem Hautrand .....  
..... *P.vulgaris* subsp.*oxyptera* (REICHENB.) DETHARD.

13\* Pflanze 5-15 cm hoch, mit wenigen niederliegenden-aufsteigenden Trieben; Tragblatt kürzer als der Blütenstiel; Blütenstand armblütig, + dicht, kurz; alle Blütenorgane + ciliat; Flügel elliptisch bis verkehrt-eiförmig, 4,0-6,0/2,0-3,5 mm, wenig schmaler als die rundliche Kapsel, gleichlang oder wenig länger; Kapsel 4,0-5,0/ 3,0-4,0 mm, mit schmalem Hautrand .....  
..... *P.vulgaris* subsp.*collina* (REICHENB.) BORBAS



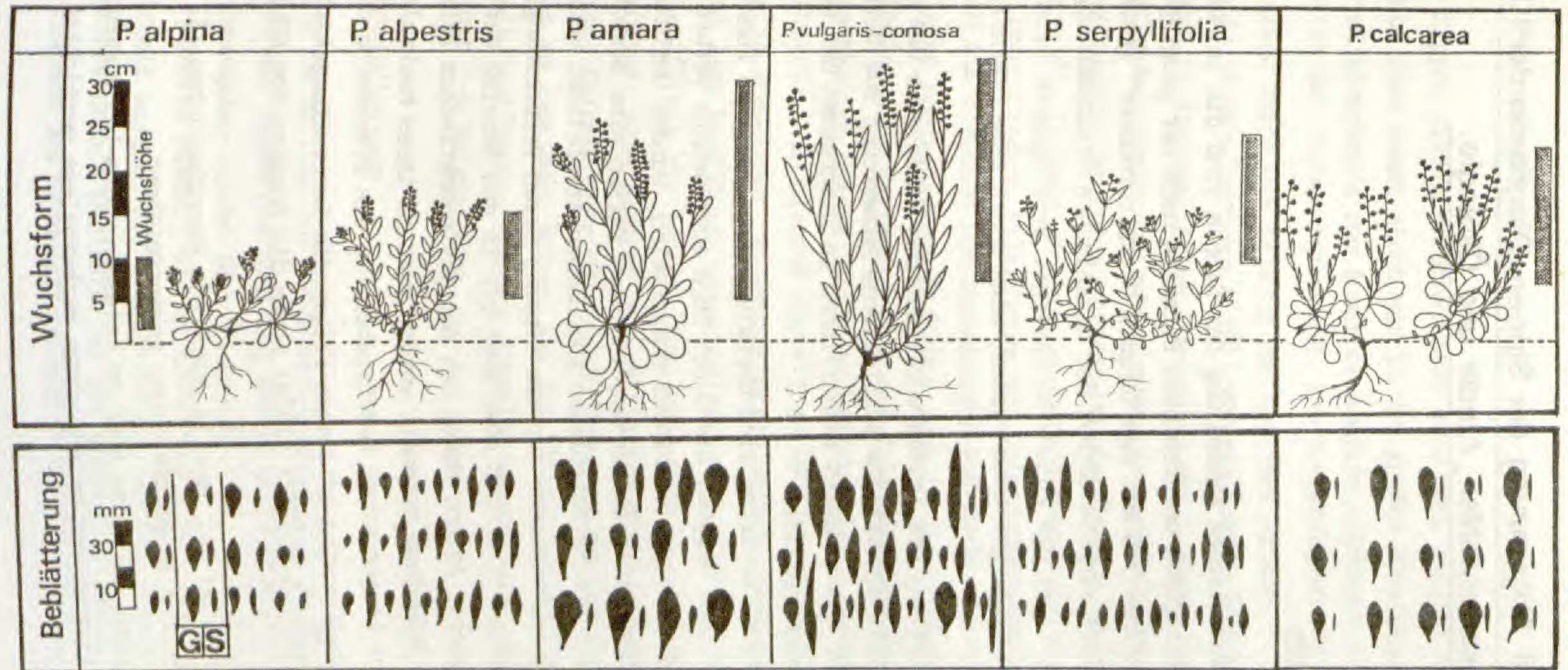


Abb. 23. Halbschematische Darstellung der Wuchsformen sowie der Beblätterung der im Bestimmungsschlüssel berücksichtigten Arten. In den Schattenprojektionen der Blätter sind jeweils Grundblatt (G) und ein oberes Stengelblatt (S) paarweise angeordnet.



## 14. Gliederung und Abgrenzung der Sippen: Diagnosen der Arten, Chromosomenzahlen, Areale und Ökologie.

### Allgemeine Bemerkungen

In der folgenden taxonomischen Abhandlung der Sippen sind die in München kultivierten und zytologisch untersuchten Pflanzen nach der geographischen Herkunft angeordnet und mit dem Vermerk "P-Kulturnummer" gekennzeichnet. Belegexemplare sind im Herbar der Botanischen Staatsammlung-München sowie im Privatherbar des Autors hinterlegt. Zytologische Daten, die an gekeimten Samenmaterial gewonnen wurden, sind durch eine Sternsignatur (★) hervorgehoben.

Aus Gründen der Entlastung des Textes wurde auf die Wiedergabe des umfangreichen Datenmaterials, das für die statistische Auswertung zur Verfügung stand, verzichtet und statt dessen wesentliches in Diagrammen und komprimierten Tabellen zusammengefaßt.

Die Areale der untersuchten Arten sind überwiegend in Form von Punktkarten dargestellt. Nur für jene Sippen, die durch ihre ausgedehnte Verbreitung, weit über das Untersuchungsgebiet hinaus ausstrahlen, wurden Umrißkarten angefertigt. Literaturangaben fanden nur in jenen Fällen eine Berücksichtigung, wenn sie die aus den Herbarbelegen gewonnenen Arealbilder wesentlich ergänzten. Dies gilt insbesondere für die Sippen, deren Verbreitungsgebiet sich weit nach Osteuropa erstreckt oder aber bis in den Bereich der Iberischen Halbinsel reicht. Arten, denen bei den phylogenetischen Betrachtungen eine gewisse Bedeutung zukommt, wurden zwar in ihrem Merkmalsbestand erfaßt, aber nicht gesondert beschrieben. Für die Diskussion der chorologischen Zusammenhänge wurden in diesen Fällen die Verbreitungskarten von MEUSEL, JÄGER, RAUSCHERT & WEINERT (1978) sowie die Angaben von HULTEN (1971) herangezogen.

Eingesehenes Typenmaterial ist jeweils durch ein Ausrufezeichen (!) hinter der entsprechenden Herbarabkürzung gekennzeichnet.

Um den Umfang der Arbeit nicht zu sehr zu belasten wurde bei manchen Sippen auf eine Auflistung der untersuchten Herbarbelege verzichtet.



### 14.1. P. amara-Gruppe

Die Sippen dieses Formenkreises sind ohne Zweifel nahe miteinander verwandt. Dies kommt nicht nur in der großen Ähnlichkeit der meisten Differentialmerkmale zum Ausdruck, sondern offenbart sich auch in der Problematik der Sippenabgrenzung. Die ausgeprägten Affinitäten werden zusätzlich durch die Bildung von Hybriden betont.

Das in "Flora Europaea" (1968) vorgeschlagene taxonomische Konzept, die Gruppe in die zwei Arten *P. amarella* und *P. amara*, letztere in die Unterarten *subsp. amara* und *subsp. brachyptera* aufzuteilen, wurde beibehalten, durch zahlreiche Daten ergänzt und in einigen Teilen auch korrigiert. So konnte die frühere Annahme von verschiedenen Chromosomenrassen keine Bestätigung finden. Alle Sippen des Untersuchungsgebietes waren einheitlich durch die diploide Chromosomenzahl von  $2n=34$  charakterisiert. Diese zytologische Übereinstimmung findet auch in den morphologischen Differentialmerkmalen eine Fortsetzung. In der folgenden Charakteristik sind die Gemeinsamkeiten dieses Verwandtschaftskomplexes wiedergegeben: Pflanze ausdauernd; Grundblätter doppelt so lang wie die Stengelblätter, zu einer Rosette angeordnet; Rosettenblätter verkehrt-eiförmig bis spatelig, am Grund lang keilförmig verschmälert, oben abgerundet; Stengelblätter länglich-eiförmig bis lanzettlich, nach oben zu am Stengel nur wenig an Größe zunehmend; alle Blätter mit gallig-bitterem Geschmack; Blütenstand vielblütig; Kelchblätter die Einschnürung am unteren Kronblatt überragend; Krone so lang oder kürzer als die Flügel; Flügel breit-elliptisch bis länglich-eiförmig, stumpf; Flügelnervatur offen, seltener halb-geschlossen mit 1-4 Netzmaschen.

#### Merkmalsdiagramm

Um die Verteilung der überwiegend quantitativen Merkmale besser vergleichen zu können, sowie die Stellung der Sippen zueinander in graphischer Form wiederzugeben wurden Streudiagramme (Abb. 24 a,b) angefertigt. Sie geben die Meßwerte wieder, die an zahlreichen Individuen aus dem gesamten Areal ermittelt wurden. Für die Erstellung des Koordinatensystems wurde die Flügelbreite als Ordinate und das Verhältnis der Kelchblätter zur Länge der Fransen des Kronblattanhängsels als Abszisse verwendet. Diese Blüten-



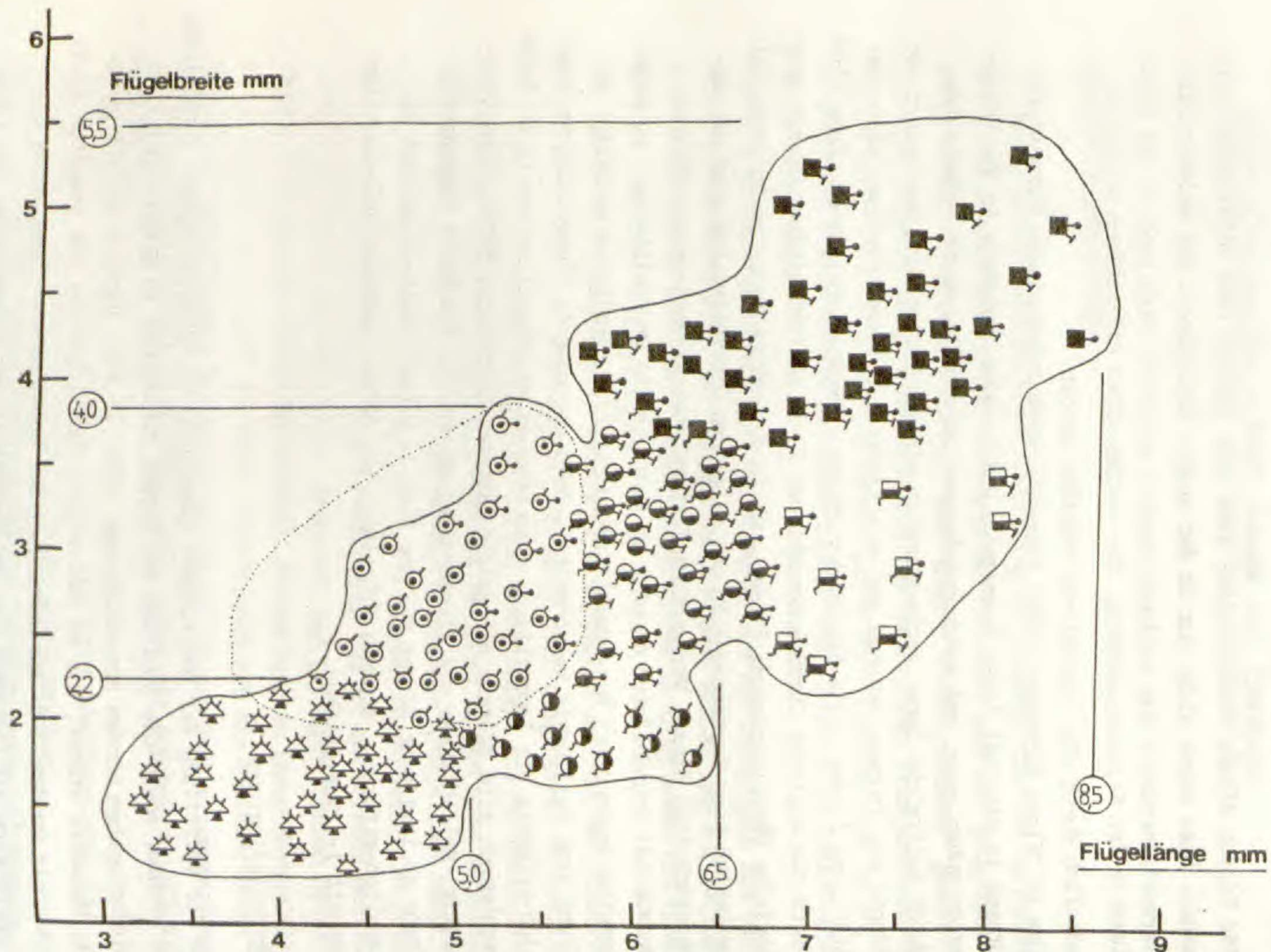


Abb. 24 a. Merkmalsdiagramm von Individuen aus ca. 20 Populationen von *P. amara* subsp. *amara* und subsp. *brachyptera* sowie *P. amarella*. Nähere Erläuterungen im Text.



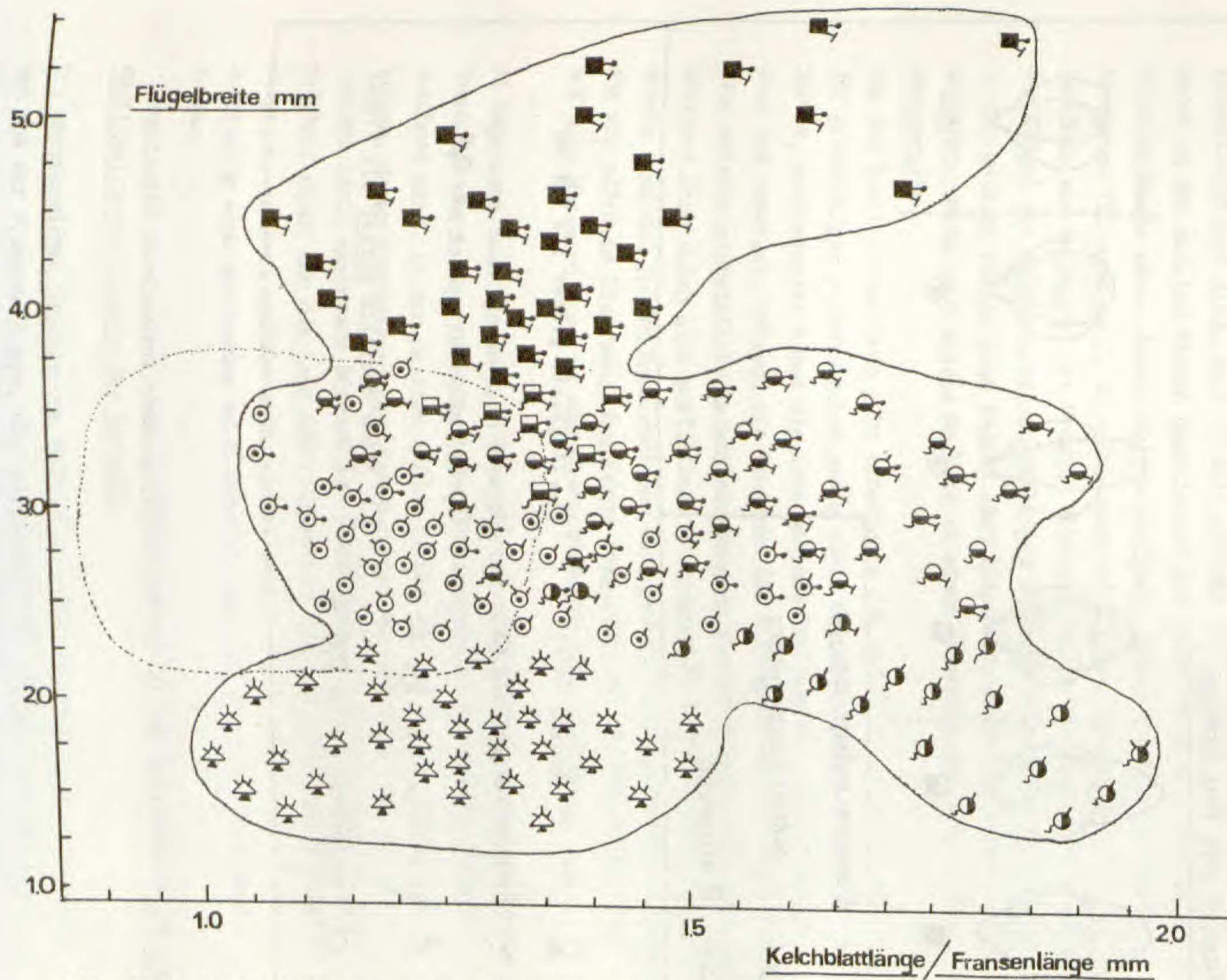
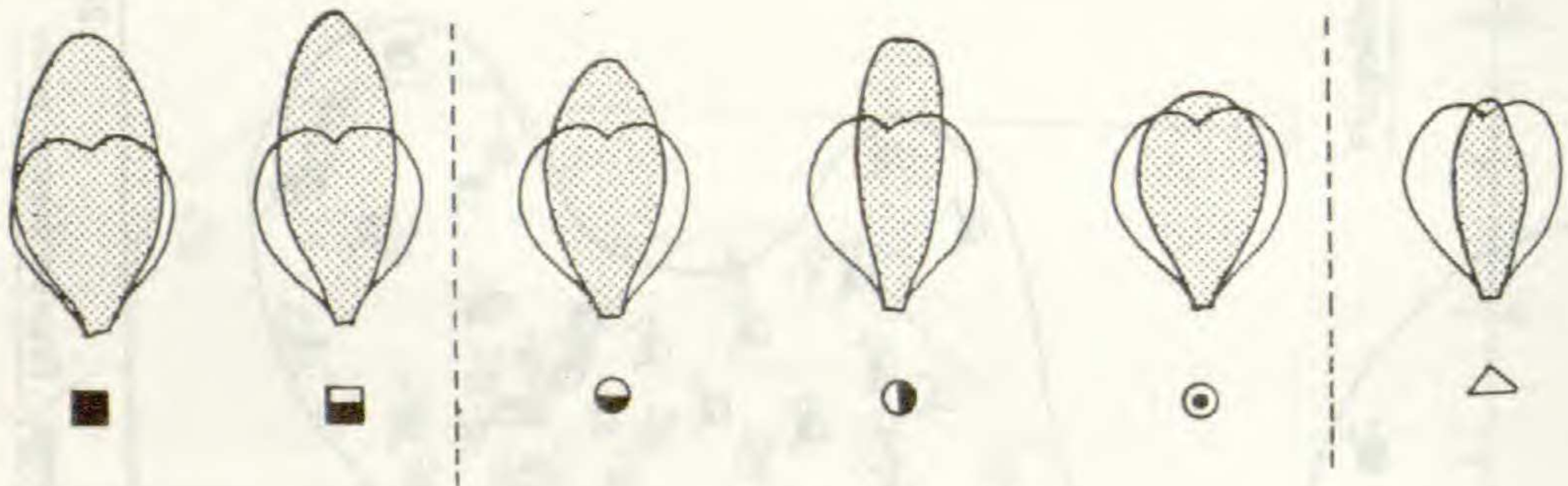


Abb. 24 b. Merkmalsdiagramm von Individuen aus ca. 20 Populationen von *P. amara* subsp. *amara* und subsp. *brachyptera* sowie *P. amarella*. Nähere Erläuterungen im Text.



# Kapsel und Fruchtlügel



- — *Pamara* subsp. *amara*
- — „ subsp. *brachyptera*
- △ — *P. amarella*

○ Samen mit kurzen Haaren

○ Fransen weniger als 16

○ Samenlänge unter 2,1 mm

○ Fransenlänge unter 2,5 mm

○ Tragblatt größer als 1,8 mm

○ Kelchblätter größer als 3,5 mm

○ Krone deutlich kürzer als Flügel

Abb. 25. Erläuterung der in den Merkmalsdiagrammen verwendeten Signaturen.



merkmale wurden deshalb gewählt, weil sie für die einzelnen Sippen sehr charakteristisch sind, eine relativ geringe Variabilität aufweisen und zudem an den meisten Blüten quantitativ gut zu erfassen sind. Auch die Fruchtmerkmale wären diesbezüglich geeignet, jedoch finden sich an den wenigsten Pflanzen reife Kapseln; zudem sind diese Merkmale in besonderem Maße vom Reifegrad der Früchte abhängig. Da in der Form und Größe der Flügel ein außerordentlich wichtiges Differentialmerkmal liegt, das in den meisten Fällen eine rasche Identifizierung einzelner Sippen ermöglicht, wurde auch dieses Merkmal in einem Streudiagramm graphisch dargestellt.

Aus den Scatterdiagrammen geht einerseits die deutliche Trennung zwischen der großblütigen *P. amara* subsp. *amara* sowie der kleinblütigen *P. amarella* hervor, andererseits kommt die intermediäre Stellung der subsp. *brachyp-tera* zum Ausdruck. Während die Bereiche der klar geschiedenen Arten durch eine relativ einheitliche Merkmalsausprägung charakterisiert sind, ist die mittlere Zone durch eine auffallende Heterogenität ausgezeichnet. Darüber hinaus kann man in den Randbereichen eine gewisse Differenzierung erkennen die vor allem im Diagramm(b) besonders ausgeprägt ist und möglicherweise auf eine Rassenbildung im südost-europäischen Raum hinweist.

Im Gegensatz dazu finden sich Bereiche mit auffallenden Überlappungen, die zudem durch eine besonders große Heterogenität der Symbole gekennzeichnet sind. In den meisten Fällen finden sich in diesen Zonen Individuen, deren Hybridcharakter unverkennbar ist. Vor allem der mit punktierter Linie umgrenzte Bereich ist diesbezüglich von Interesse. Er bezeichnet nicht nur die Lage von *P. alpestris* subsp. *alpestris* im Merkmalsdiagramm, sondern enthält auch jene Pflanzen, die in ihrer Merkmalsausprägung eine Annäherung an *P. amarella* oder an *P. alpestris* erkennen lassen.

#### Häufigkeitsverteilungen der Merkmale

Die umfangreichen Studien von PAWLOWSKI (1958) an osteuropäischen Pflanzen aus der *P. amara*-Gruppe, die quantitative Erfassung wichtiger Differentialmerkmale sowie ihre statistische Auswertung, sind für eine vergleichende Betrachtung mit den eigenen Befunden von grundlegender Bedeutung. Für diesen Zweck wurden die Meßdaten von 6 Merkmalen aus dem



Blüten- und Fruchtbereich herangezogen und in Verteilungskurven (Abb. 26.) dargestellt. Als Bezugssystem wurde die Klasseneinteilung nach PAWLOWSKI (1958) gewählt.

Die Analyse der Kurvenverläufe zeigt, daß in fast allen Diagrammen eine dreigipfelige Verteilung auftritt, die mit den Erkenntnissen aus den Streudiagrammen in Einklang steht und die vorgeschlagene taxonomische Gliederung in drei Sippen ebenso deutlich zum Ausdruck bringt. Wenngleich sich in den Häufigkeitsverteilungen gewisse Verschiebungen im Bereich der Maxima erkennen lassen und die eigenen Kurven eine größere Variationsbreite umfassen, besteht dennoch eine außergewöhnliche Parallelität zu den Verteilungen von PAWLOWSKI.

Auffallend ist in allen Fällen die deutliche Überschneidung der Kurvenverläufe der subsp. *brachyptera* mit jenen von *P. amara* subsp. *amara* und *P. amarella*, die in den Scatterdiagrammen eine Entsprechung in den Überlappungszonen findet. Besonders ausgeprägt ist vor allem die Verschiebung der *brachyptera*-Kurven in Richtung subsp. *amara*. Aus dieser Tatsache lassen sich einerseits die Schwierigkeiten bei der Sippenabgrenzung erklären, andererseits liefern sie wichtige Argumente, die einer taxonomischen Einstufung der subsp. *brachyptera* als eigene Art entgegenwirken. Bezeichnend sind für letztere Sippe auch die zweigipfeligen Verteilungen im Bereich der Fruchtmerkmale. Hier sind die Überschneidungen besonders stark ausgeprägt. Die Ursachen sind wohl darin zu suchen, daß die Kapseln bis zur vollständigen Reife einen Wachstumsprozess durchlaufen. Auf den Einfluß des Reifegrades der Früchte auf die Variabilität der Meßdaten weist auch THOLL (1982) hin; sie äußert ebenfalls die Vermutung, daß das Wachstum der Fruchtteile (Kapsel und Flügel) während der Reife in mehreren "Schüben" erfolgt. Dieser Erscheinung wurde auch im Bestimmungsschlüssel Rechnung getragen, der überwiegend die Blütenmerkmale in den Vordergrund stellt, andererseits aber in einigen Fällen nicht auf die wichtigen Differentialmerkmale aus dem Fruchtbereich verzichten kann. Es sei deshalb nochmals darauf hingewiesen, daß bei den Bestimmungen immer voll ausgereifte Früchte berücksichtigt werden sollten (s. Bemerkungen zum Schlüssel).



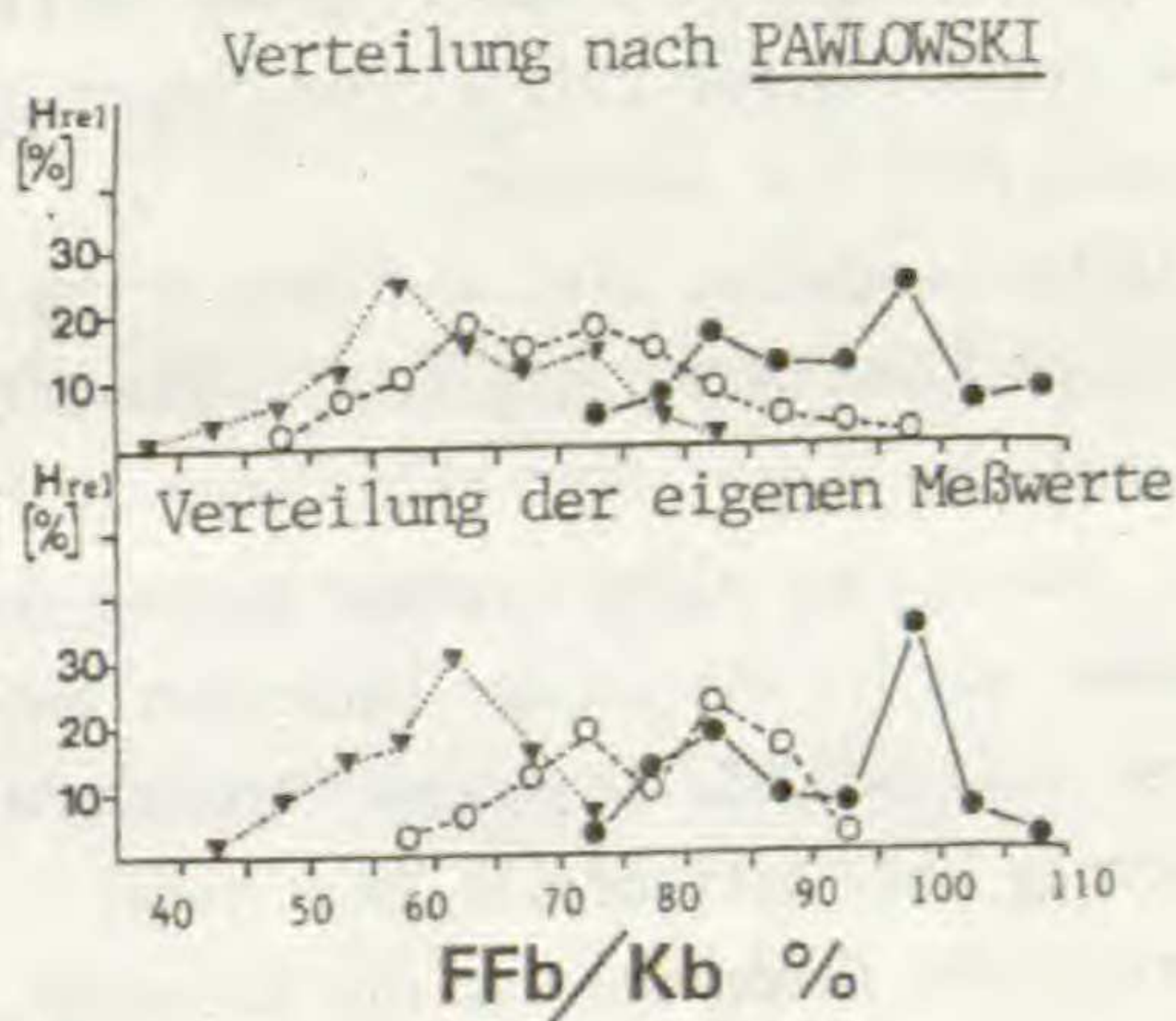
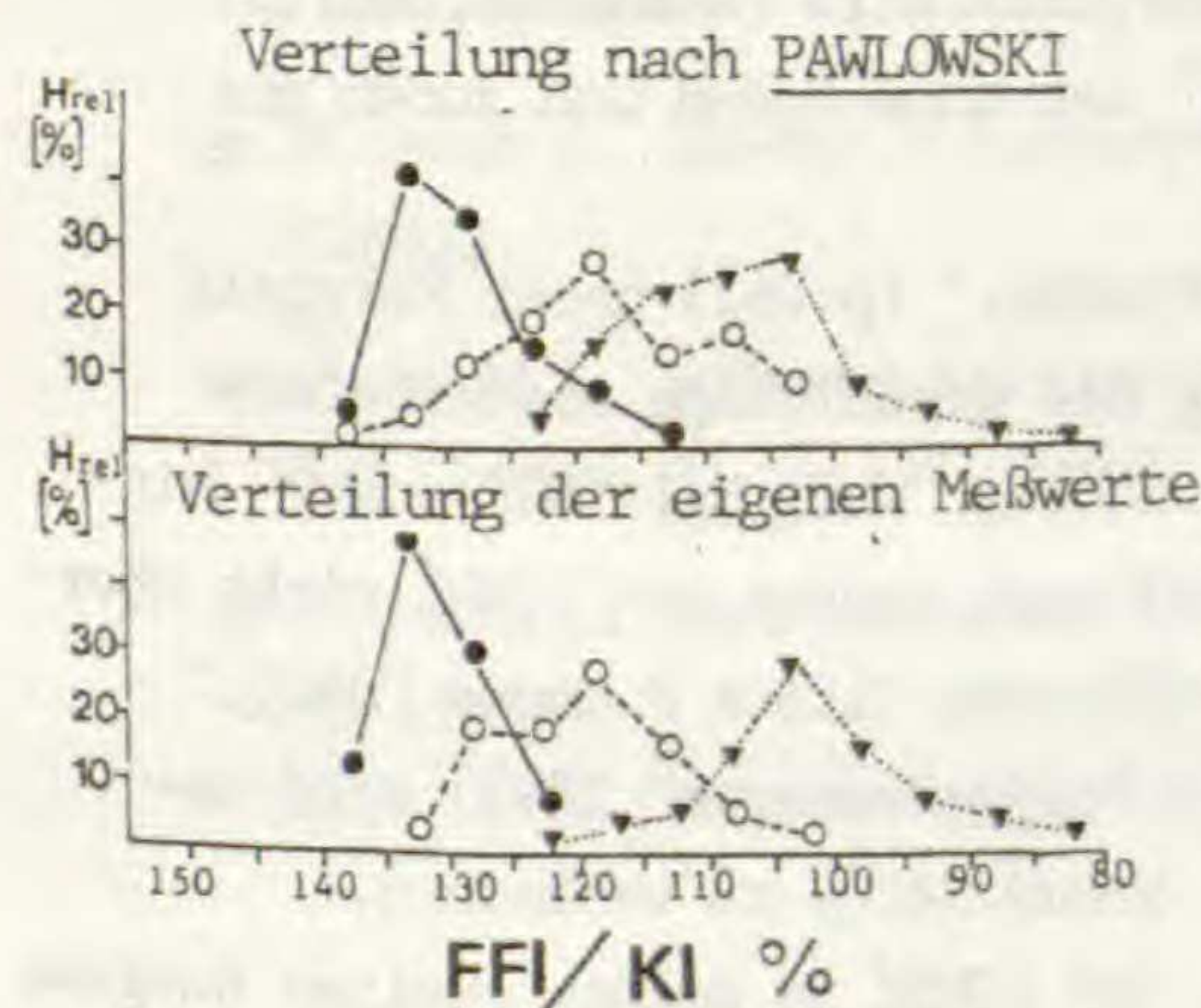
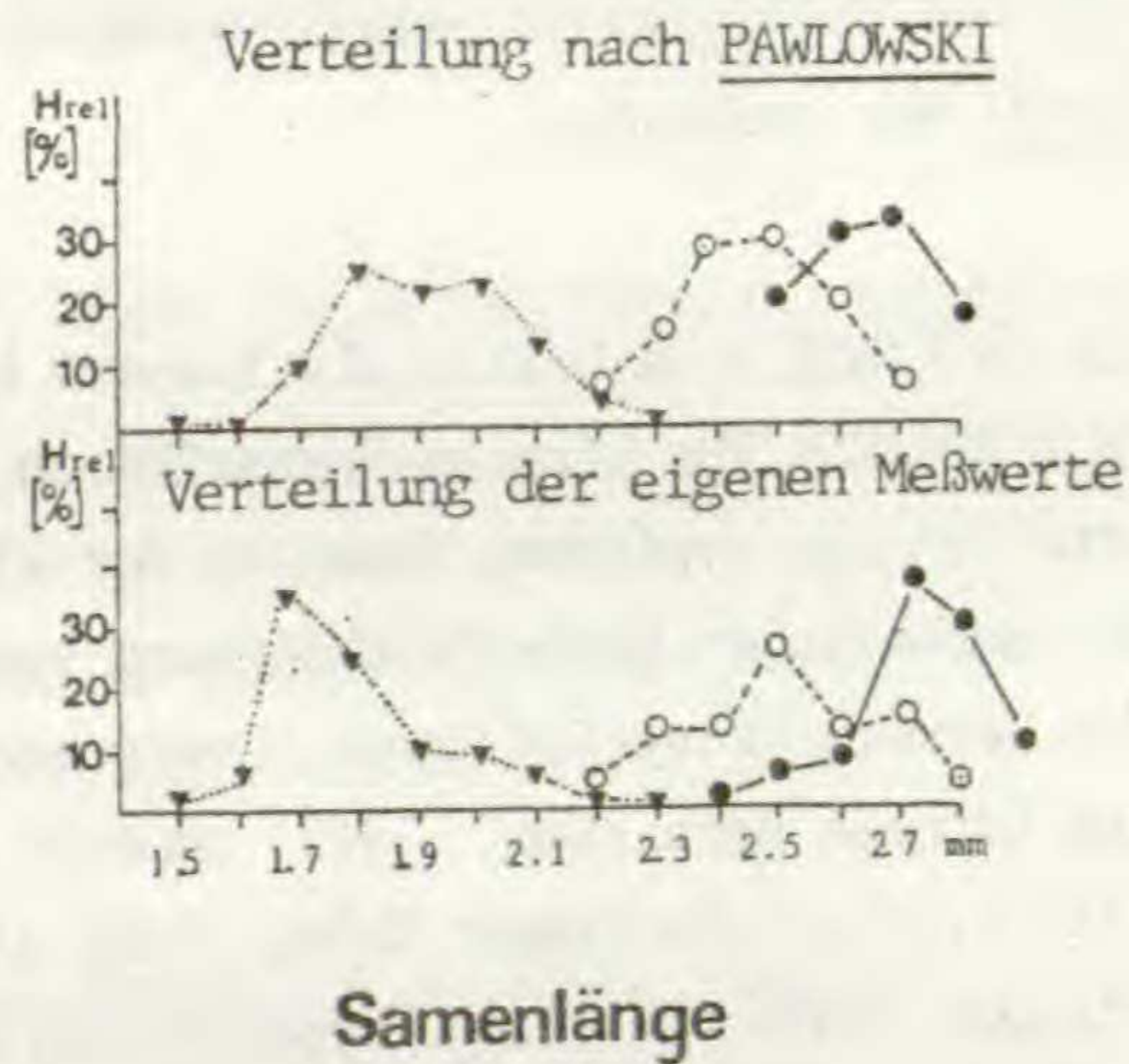
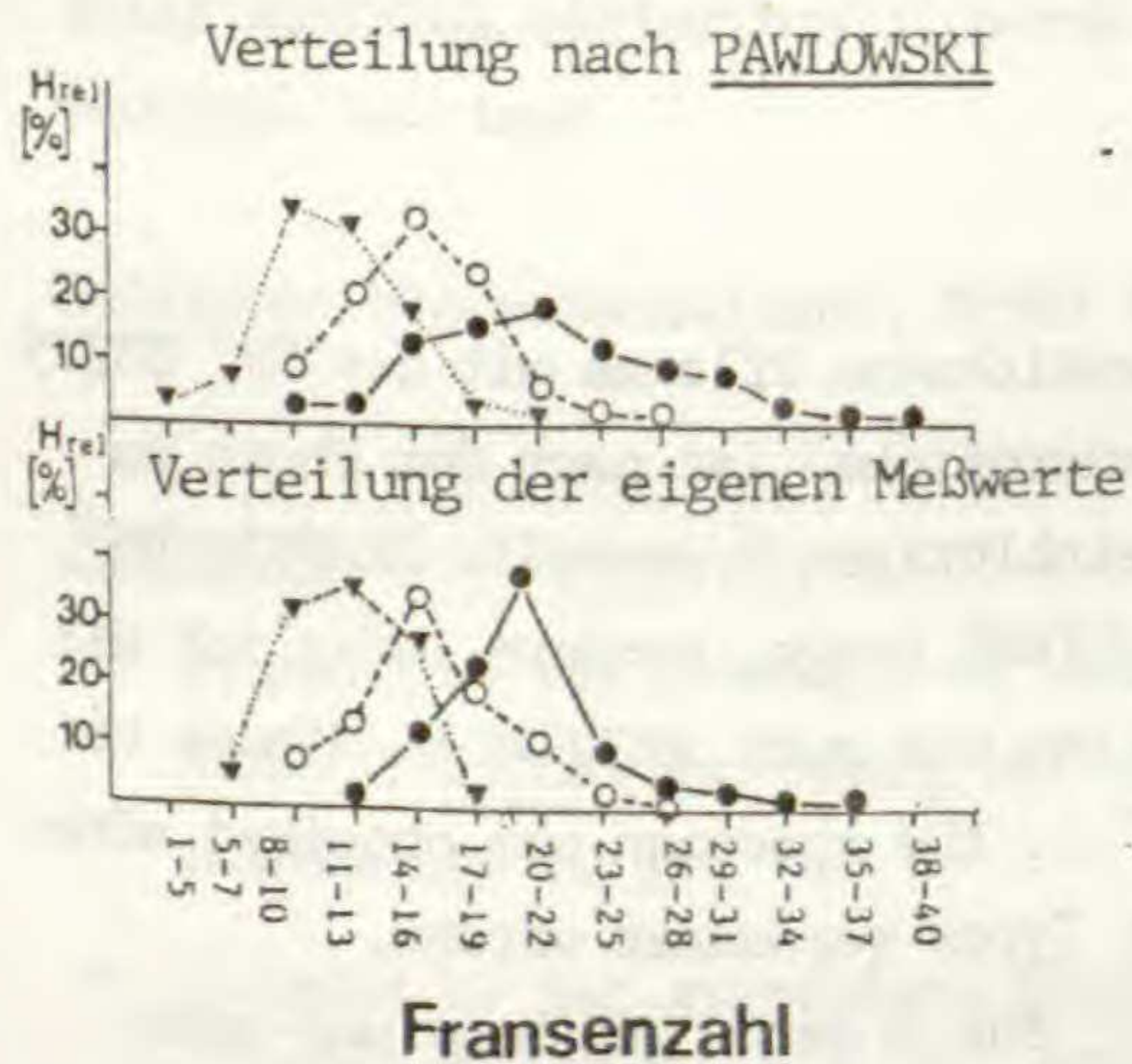
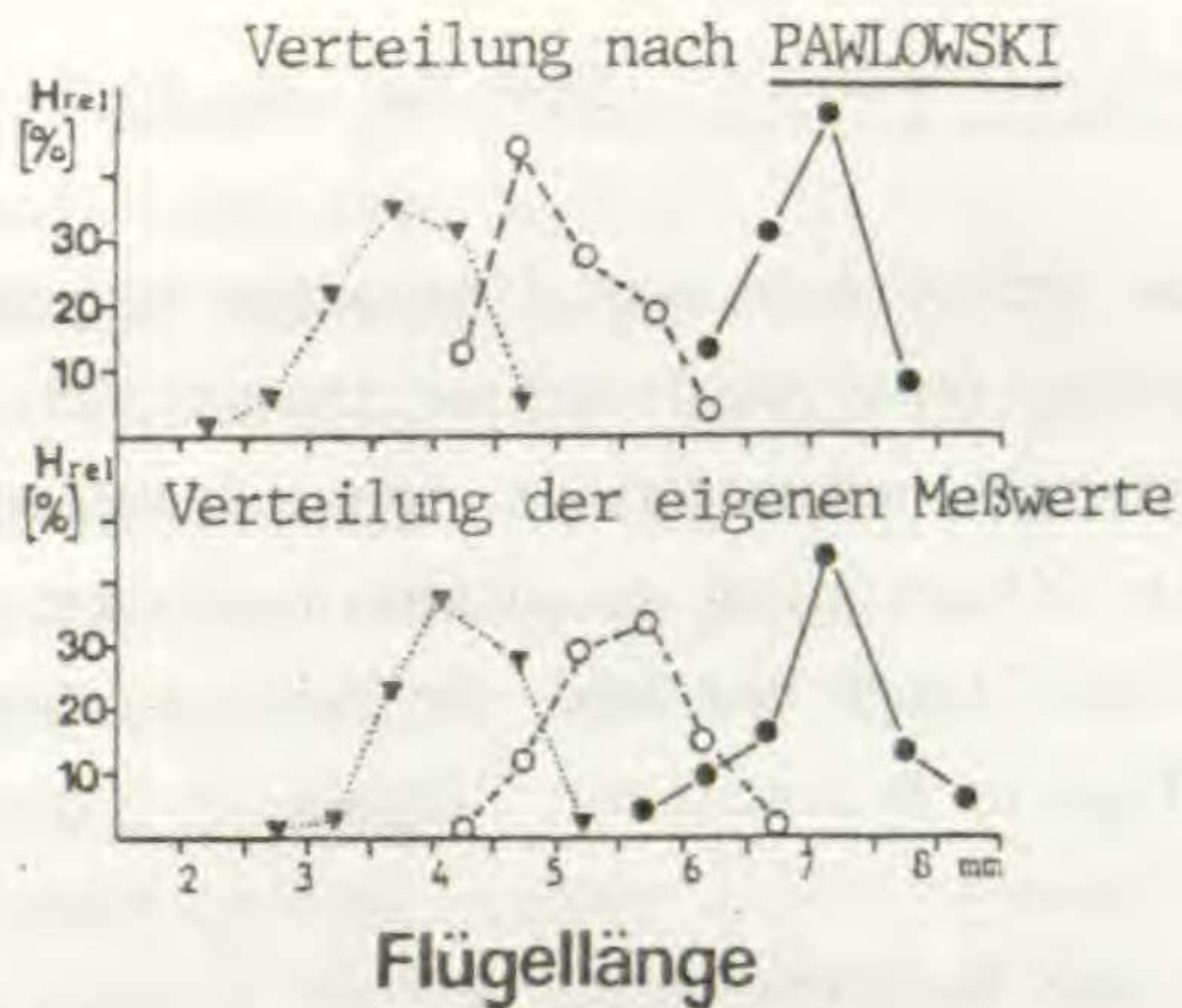
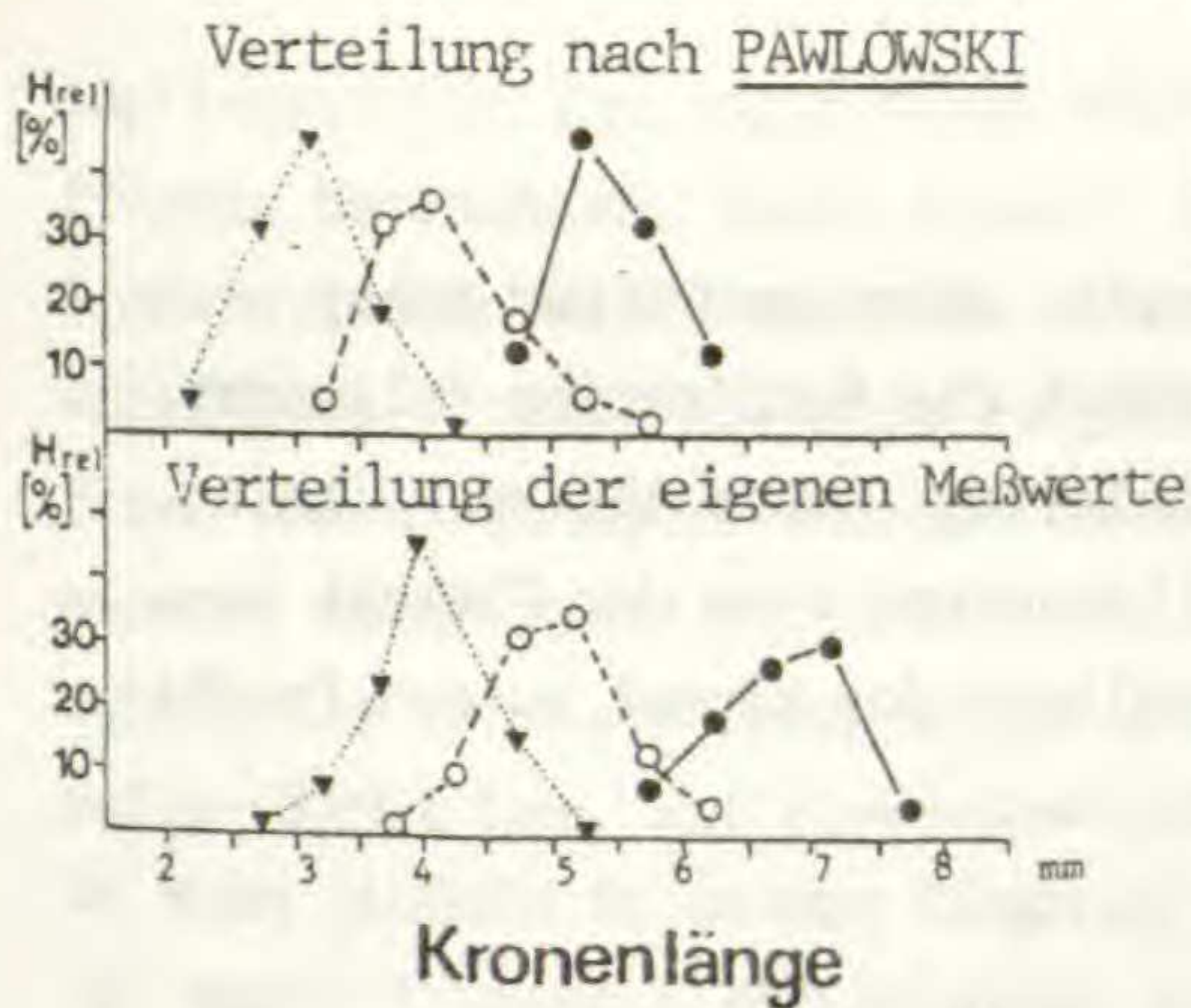


Abb. 26. Vergleich der Verteilungskurven der eigenen Meßwerte (unten) mit den Angaben von PAWLOWSKI (1958; oben). (●)=*P. amara* subsp. *amara*. (○)=*P. amara* subsp. *brachyptera*. (▼)=*P. amarella*. Abkürzungen: FFI=Fruchtflügelänge; FFb=Fruchtflügelbreite; KL=Kapsellänge; Kb=Kapselbreite.



Polygala amara L., Syst.Nat.ed. 10,2: 1154 (1759)

Die Art wird in zwei Unterarten aufgeteilt: subsp. *amara* und subsp. *brachyptera*. Beide Sippen lassen sich durch die Kombination folgender Merkmale unterscheiden: Länge der Kelchblätter, sowie ihr Verhältnis zur Einschnürung am unteren Kronblatt; Länge und Form der Flügel; Anhängsellänge und Zahl der Fransen; Verhältnis der Kapsel zu den Fruchtflügeln; Nervatur der Flügel.

Polygala amara subsp. *amara*

Typus: Non indicatus.

Die in LINNÉ's Herbarium als *P. amara* bezeichnete Pflanze mit der Nr. 882.5 (W.T.STEARN: The Linnean Herbarium on microfiche) ist nach dem Photo zu urteilen ein typisches Exemplar der kleinblütigen *P. amarella* CRANTZ. Da der Herbarbogen keine Beschriftung von LINNÉ trägt, sondern lediglich mit dem Vermerk "m.script.ignot." versehen ist und auch JACKSON im "Index to the Linnean Herbarium" (1912) anmerkt "... the specimen was obtained after 1767 ...", kann dieser Beleg nicht als Typus verwendet werden.

Die von LINNÉ (1759) in "Syst.Nat.ed.10" für *P. amara* gegebene und sehr allgemein abgefaßte Kurzdiagnose "P.flor.cristatis racemosis,caulib. erectiusculis,fol.radicalibus obovatis" ist ungenügend und zudem mit keinem Protolog versehen.

JACQUIN beschrieb 1762 in "Enum.Stirp.Vindob." (p.262) unter "Polygala (*amara*) LINN.Syst.Nat.p.1154" eindeutig die großblütige niederösterreichische Sippe, fügt allerdings im Protolog "Hall.helv.606 num.2" hinzu, die sicher nicht hierher gehört (und auch später von LINNÉ nicht übernommen wird). Die in der Literatur bestehenden Zitate *P. amara* "JACQ." (so z.B. CHODAT, in seiner "Monographia Polygalacearum" 1893) sind unrichtig bzw. bestenfalls in *P. amara* L. emend.JACQ. zu verändern.

Von großer Bedeutung ist die Tatsache, daß LINNÉ in seiner zweiten Ausgabe der "Species Plantarum" (1763) seine Diagnose von 1759 durch (... foliis radicalibus obovatis) majoribus ergänzt und sich dabei ausschließlich auf "Jacq.vind.262." bezieht. Man mag dies als Gleichsetzung oder als Emendation seines Taxons von 1759 mit der mittlerweile von JACQUIN beschriebenen,



möglicherweise ihm sogar schon vorher bekannt gewordenen JACQUIN'schen Pflanze betrachten. Daran braucht auch (zumindest wenn man den Namen *P. amara* retten will) nicht zu stören, daß die hier (1763) weiters hinzugefügten Zitate "*Polygala vulgaris*, foliis circa radicem rotundioribus, flore caeruleo, sapore admodum amaro. Bauh. pin. 215" und "*Polygala buxi minoris folio*. Vaill. paris. 161. t32. f. 2. Habitat in Galliae, Austriae subalpinis montosis" sich aller Wahrscheinlichkeit nach auf *P. amarella* CRANTZ bzw. auf *P. calcarea* SCHULTZ beziehen.

Da auch JACQUIN in seiner Diagnose keine genauen Angaben zur Typuslokalität macht ("*crescit copiosissime in omnibus subalpinis pratensibus, inque aliis montibus altioribus*"), wurde folgender Bogen aus seinem Herbar zum Neotypus bestimmt.

Neotypus: Niederösterreich, Brühl b. Wien, leg. HAYNE; Herbar JACQUIN (W!).

Synonyme:

= *P. amara* L. var. *rubriflora* WIESB., in Baenitz Herb. Europ. Nr. 3391 (1877). Typus: Kalksburg bei Wien, Bergwiesen, 13.5.1877, leg. J. WIESBAUR (W!).

= *P. amara* L. var. *stenoptera* BORBAS, Österr. Bot. Zeitschr. 40: 177 (1890). Typus: Am Fuße des Östruberger bei Rude (BP).

≡ *P. amara* L. subvar. *stenosepala* BORBAS, in Koch, Syn. ed. 3, 1: 241 (1892).

≡ *P. amara* L. subvar. *stenopetala* (BORBAS) CHODAT, Mem. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève 31, 2: 471 (1893).

≡ *P. amara* L. var. *stenopetala* (BORBAS) PAWL., Fragm. Fl. Geobot. 3, 2: 55 (1958).



Beschreibung: Pflanze ausdauernd, rasenbildend; -Pfahlwurzel dünn, verholzt, wenig verzweigt, 3-6 cm lang, gelb-braun; -Stengel zahlreich aus dem Wurzelkopf entspringend,  $\pm$  aufrecht, unverzweigt, seltener schwach ästig, 10-20(25) cm hoch, gerieft, kahl bis feinflaumig behaart, am Grund mit einer oder mehreren Blattrosetten; -Rosettenblätter spatelförmig bis verkehrt-eiförmig, ganzrandig, 15-45 mm lang und 6-14 mm breit, am Grund keilförmig verschmälert, oben abgerundet; -Stengelblätter elliptisch bis lanzettlich, zugespitzt, 10-25 mm lang und 2-6 mm breit, mit der größten Breite etwa in der Mitte,  $\pm$  dicht stehend, nach oben zu nur wenig an Größe zunehmend; Rosettenblätter 2-3mal so lang wie die Stengelblätter, alle Blätter mit gallig bitterem Geschmack; Blütenstand traubig, vielblütig, zu Beginn der Anthese dicht, pyramidal, mitunter auch schwach schopfig, sich bis zur Fruchtreife verlängernd, locker, oft scheinbar einseitwendig, etwa die Hälfte der Stengellänge einnehmend; -Blüten violett bis azurblau, seltener purpurn; -Blütenstiel 1,5-3,0 mm lang; -Tragblätter 1,5-2,4(2,6) mm lang, ei-lanzettlich, so lang oder wenig kürzer als der Blütenstiel, spät abfallend; -Vorblätter 1,2-1,8 mm lang, nur halb so lang wie der Blütenstiel; -Kelchblätter zur Blütezeit abstehend, kahnförmig, dreinervig, 3,8-5,2 (5,6) mm lang und 1,0-2,5 mm breit, die Einschnürung am unteren Kronblatt um 25-50 % überragend und die Krista  $1/2$ - $2/3$  überlappend; -Flügel elliptisch bis breit-eiförmig, stumpf, mit kurzkeiligem Grund (Basiswinkel  $60-85^{\circ}$ ), 6,0-8,0 (8,5) mm lang und (2,5) 3,0-3,5 mm breit, mit der größten Breite etwa in der Mitte; -Flügelnervatur offen oder halb-geschlossen, teilweise mit 1-4 Netzmaschen, Mediannerv häufig ab der Mitte verzweigt, im oberen Teil in 1-4 Apikalnerven aufgespalten, diese mit den Lateralnerven durch Anastomosen verbunden und 1-2 Medianfelder einschließend, jeder Seitennerv mit 7-15 frei endigenden Ästen im Randbereich, die an der Basis vereinzelt 1-2 Lateralfelder bilden können; -Krone 6,0-7,5 (8,0) mm lang, der röhrige Teil etwa halb so lang wie der freie, mit deutlicher Einschnürung, Kronblätter so lang oder nur wenig kürzer als die Flügel, das Anhängsel überragend; -Krista deutlich abstehend, mit 15-30 (40) breiten, tief zerteilten Fransen, diese 2,6-4,0 mm lang; -Griffel 1,5-2,2 mm lang, nur wenig länger als der Fruchtknoten, Narbe schräg abgestutzt, in der Mitte des Griffels ansitzend; -Kapsel verkehrt-eiförmig bis verkehrt-herzförmig, 4,5-6,0 mm lang und 3,5-4,5 mm breit, die Flügel so breit oder nur wenig schmaler als die Kapsel (FFB:KB=80-110 %) aber fast doppelt so lang wie diese



(FFL:KL=120-140 %), mit 0,4-0,6 mm breitem häutigem Rand, Kelchblätter 1/2-2/3 der Kapsellänge erreichend; -Samen eilänglich, 2,4-2,8 mm lang und 1,2-1,6 mm breit, dicht mit langen Borsten besetzt, Rückenlappen und Seitenlappen des Elaiosoms ungleich lang, die beiden Seitenlappen 0,6-1,0 mm lang und etwa 30-40 % der Samenlänge einnehmend.

Variabilität: Im untersuchten Gebiet findet man vereinzelt Formen, die phänotypisch der subsp. *brachyptera* sehr ähnlich sind. Aufgrund der lanzettlichen Flügel (6,0-8,0/ 2,0-3,0 mm; FFB:KB= 70-90 %) wurden sie als var. stenoptera BORBAS (1890) beschrieben. Obwohl sich aufgrund der Flügelmerkmale eine Verwechslung mit der subsp. *brachyptera* nicht ausschließen läßt, sprechen doch die übrigen Merkmale aus dem Blütenbereich (Kelchblattlänge, Fransenzahl und -länge, Kronblattlänge) für die Zugehörigkeit zur subsp. *amara*.

Hinsichtlich der Blütenfarbe kann man neben überwiegend blauen Farbtönen verschiedener Abstufung mitunter auch Populationen beobachten, die eine deutliche Farbverschiebung hin zu rot-violett zeigen. Solche abweichenden Exemplare wurden von WIESBAUR (1877) als subvar. rubriflora beschrieben. Die Annahme von FOCKE (1878), daß es sich bei diesen Formen aus der Gegend von Kalksburg bei Wien um einen Bastard aus *P. major* JACQ. und *P. amarella* CRANTZ handeln würde, kann aufgrund der Differentialmerkmale ausgeschlossen werden. Die vergrößerten, grundständigen Rosettenblätter weisen ebenso wie die großen Blüten und die Verhältnisswerte der Fruchtflügel zur Kapsel auf *P. amara* subsp. *amara* hin.

Verbreitung (Karte, Abb. 27.): *P. amara* subsp. *amara* besiedelt ein eng umgrenztes Areal in den Niederösterreichischen Kalkalpen, das von den Wiener Vorbergen (Lindkogel, Anninger) westlich bis zur Rax- und Schneealpe ausstrahlt, nördlich das Ötschergebiet einschließt und durch einzelne Vorkommen auch noch das Hochschwabgebiet erfaßt. Disjunkt von diesem "Kernareal" finden sich weitere Fundorte in der Tatra, die das östlich gelegene Teilareal markieren. Diese karpatischen Vorkommen sind auch durch die Angaben von PAWLOWSKI (1958) belegt.



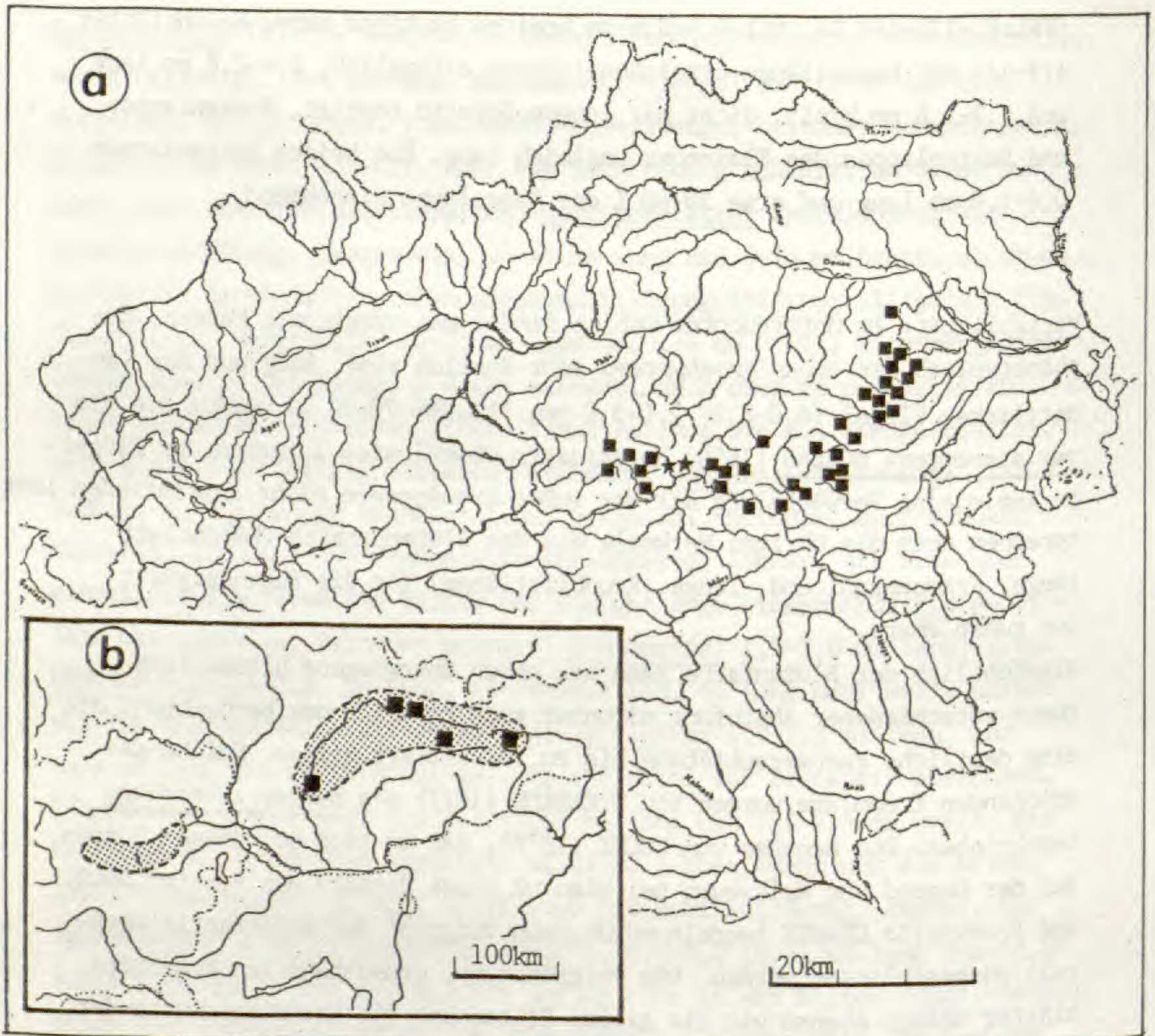


Abb. 27. Verbreitung von *P. amara* subsp. *amara*. a-Niederösterreichisches Areal. b-Karpatisches Teilareal nach den Angaben von PAWLOWSKI (1958). Zytologisch untersuchte Aufsammlungen sind mit Sternsignatur (★) gekennzeichnet.

Standort: Montan bis subalpin, seltener auch kollin (350-1900 m). Häufig in basenreichen Steinrasen der subalpinen Stufe, ebenso im Schutt leicht verwitternder Kalke. Teilweise auch im lichten Gebüsch der Krummholzregion. Bevorzugt auf kalkreichen, humosen und steinigen Böden. Seltener an feuchten Stellen.



## Karyologisch untersuchte Pflanzen

### Frühere Zählungen:

Ungarn: BAKSAY (1956)  $2n=28$ .

Tschechoslowakei: UHRIKOVA (1978)  $2n=28$ .

### Eigene Zählungen:

#### Österreich

- Niederösterreich: Ötschergebiet, an der Straße von Lunz nach Mariazell, 2 km nach Langau; Bachufer; ca. 1000 m; Kalk; 8.6.1981; leg. W.&G.Heubl (P-270) .....  $2n = 34$
- Niederösterreich: Ötschergebiet, zwischen Neuhaus und Mariazell; Paßhöhe etwa 3 km vor dem Hechtensee; steinige Straßenböschung; ca. 1100 m; 8.6.1981; leg. W.&G.Heubl (P-271) .....  $2n = 34$

### Gesehene Belege

#### Österreich

Niederösterreich: Lindkogel bei Baden, 2.6.1900, FREIBERG (M); Kalksburg bei Wien, 7.5.1873, WIESBAUR (WU); Lindkogel bei Baden, 30.5.1870, STETTER (WU); Petersdorf bei Wien, 9.5.1863, EBNER (WU); Mittersee bei Lunz, 1881, KERNER (WU); Geißberg bei Perchtoldsdorf nächst Wien, 4.1872, HALACSY (WU); Mödlinger Kalkberge, 4.1872, HALACSY (WU); Hügel bei Gumpoldskirchen nächst Wien, 5.1873, HALACSY (WU); Göller bei St.Egid am Neuwald, 1882, FEHDNER (WU); Lindkogel bei Baden, 10.5.1888, RONNIGER (W); Bachgraben bei Pernitz, 31.5.1896, RONNIGER (W); Vöslau, 1884, SIMONY (W); Lechnergraben bei Lunz, 29.6.1913, KELLER (W); Einöd prope Pfaffstätten, 1914, RONNIGER (W); Lichtensteiner Forst in der Vorderbrühl bei Mödling, 1925, VETTER (W); Mödlinger Klause, 1907, VETTER (W); auf dem Anninger nächst dem Richardshof bei Mödling, 1917, VETTER (W); in Wäldern auf der Hohen Wand, 1915, VETTER (W); Kalenderberge bei Mödling, 1912, VETTER (W); Traisengebiet, Wiesen nächst der Schachneralpe bei St.Aegyd, 1916, KORB (W); Vöslau, 1923, SCHNEIDER (W); Kiefernwälder bei Jägerhaus nächst Baden, 1919, ZERNY (W); Eberbach, Hocheck, 1918, RONNIGER (W); Reisalpe, 1903, RONNIGER (W); Raxalpe, Seehütte-Trinksteinsattel, 1920, RONNIGER (W); Sooser Lindkogel, 1916, KORB (W); Schneeberg bei 1400 m, 1917, SCHNEIDER (W); Raxalpe, 1889, KERNER (GZU); Eichkogel bei Mödling, 1884, VETTER (GZU); Myrafälle, 1901, WITASEK (GZU); Hochschneeberg



zwischen Hotel Hochschneeberg und Baumgartnerhaus, 1910, WETTSTEIN (WU); Wienerwald, Neuwaldegg, 1850, GEROLD (GZU); Geißberg bei Perchtoldsdorf, 1902, KREBS (M); südl. Wienerwald, unterhalb der Ruine Mödling, 1956, MERXMÜLLER & WIEDMANN (M); Bergwiesen um Reichsraming, 1887, STEININGER (ZT); Hohe Mandling, 1913, RONNIGER (W); Thermenalpen bei Frauenstein bei Mödling, 1956, WAGENITZ (GOET); Neuwaldegg, Wienerwald, 1890, GEROLD (GZU); zwischen Kalksburg und Kaltenleutgeben, 1872, VIERHAPPER (WU); Kalksburg b. Wien, Zainthal, 1879, WIESBAUR (WU); Achner-Wasserfall, 1902, HANDEL-MAZZETTI (WU); Helenenthal bei Baden, 1902, WITASEK (WU); Krumbachgraben in monte Schneeberg, 1883, BECK (WU); Kernhof am Fuße des Göllers, 1894, KERNER (GZU); am Wege vom Gradental auf den Sooser Lindkogel, 1828, WIDDER (GZU); Dürrenstein, Krumholz, 1933, SCHNEIDER (W); Wienerwald, auf dem Kalenderberg bei Mödling, 1921, KORB (W); Kalkfelsen am Mirabach bei Pernitz, 1891, RONNIGER (W); Vöslau, Manhardtsberg, 1921, RONNIGER (W); Gutenstein, 1883, KERNER (GZU); Kernhof, am Fuß des Göllers, 1894, KERNER (GZU); am Wege vom Gradentale auf den Sooser Lindkogel, 1928, WIDDER (GZU); auf der Wand bei Wiener Neustadt, 1882, KERNER (GZU); Dürrenstein, Krumholz um Glatzing, 1939, CUFODONTIS (W); Weg vom Saurüsselberg östl. der "Eng" bei Payerbach, 1951, PATZAK (W); Kalkfelsen am Mirabach bei Pernitz, 1891, RONNIGER (W); Miesenbach, 1896, TANNHEIM (WU);

Steiermark: Spitzenbachgraben bei St.Gallen, 660m, 1931, EGGLER (GZU); Hochschwabgebiet, Aflenz, Fölzgraben, 1909, RONNIGER (W); Hochschwab, beim "Bodenbauer", 1969, PITTONI (GZU); Johnsbachtal, 1903, GEROLD (GZU).

Tschechoslowakei:

Karpaten, Felsen des Rohatstockes, 1903, BRANCSIK (G).

Weitere Fundorte für das Gebiet der Karpaten finden sich bei PAWLOWSKI (1958).





Abb. 28. *Polygala amara* subsp. *amara*



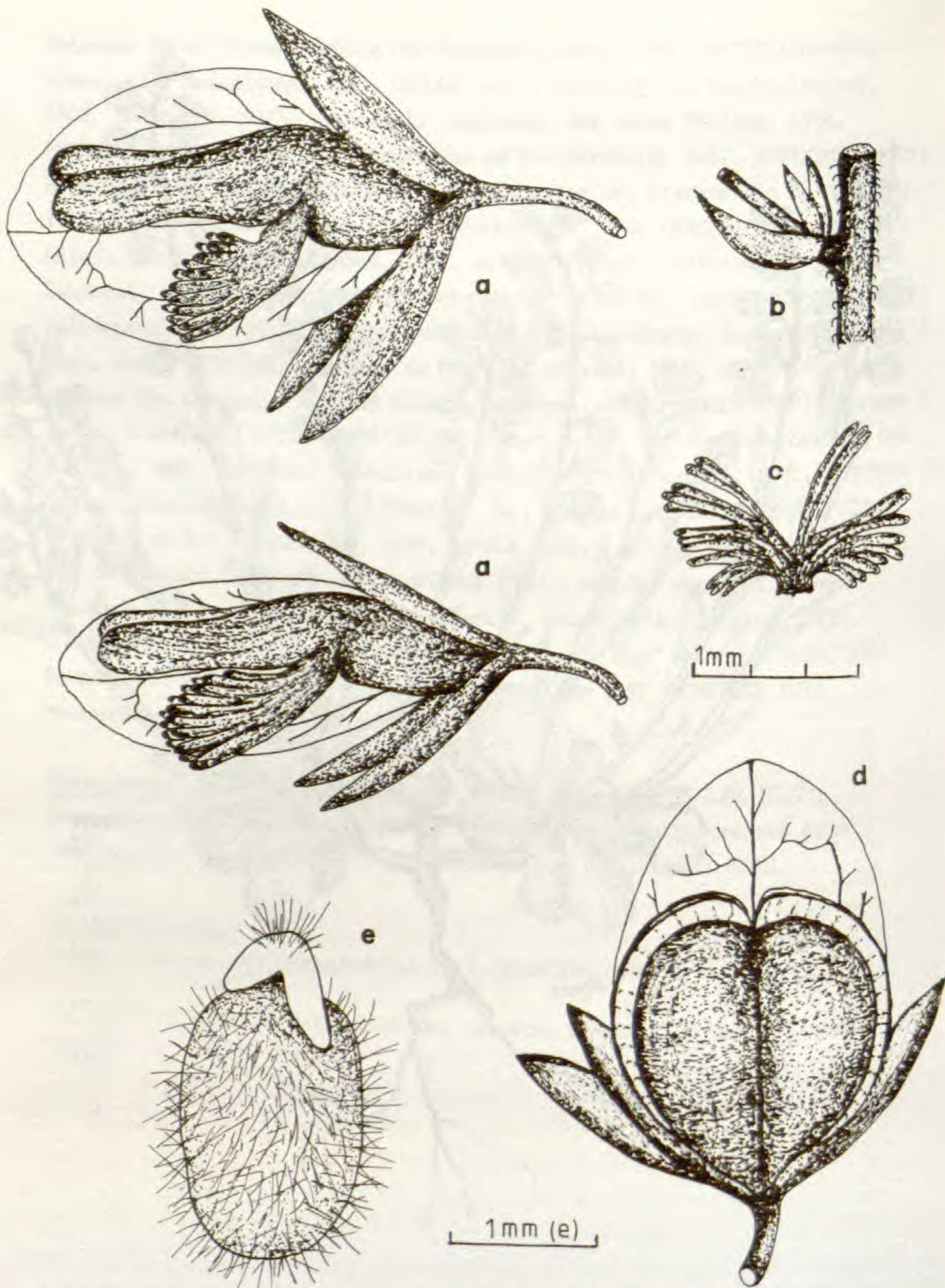


Abb. 29. *Polygala amara* subsp. *amara*. a-Blüte, Seitenansicht. b-Tragblatt, Vorblätter, Blütenstiel. c-Kronblattanhängsel. d-Kapsel. e-Samen.



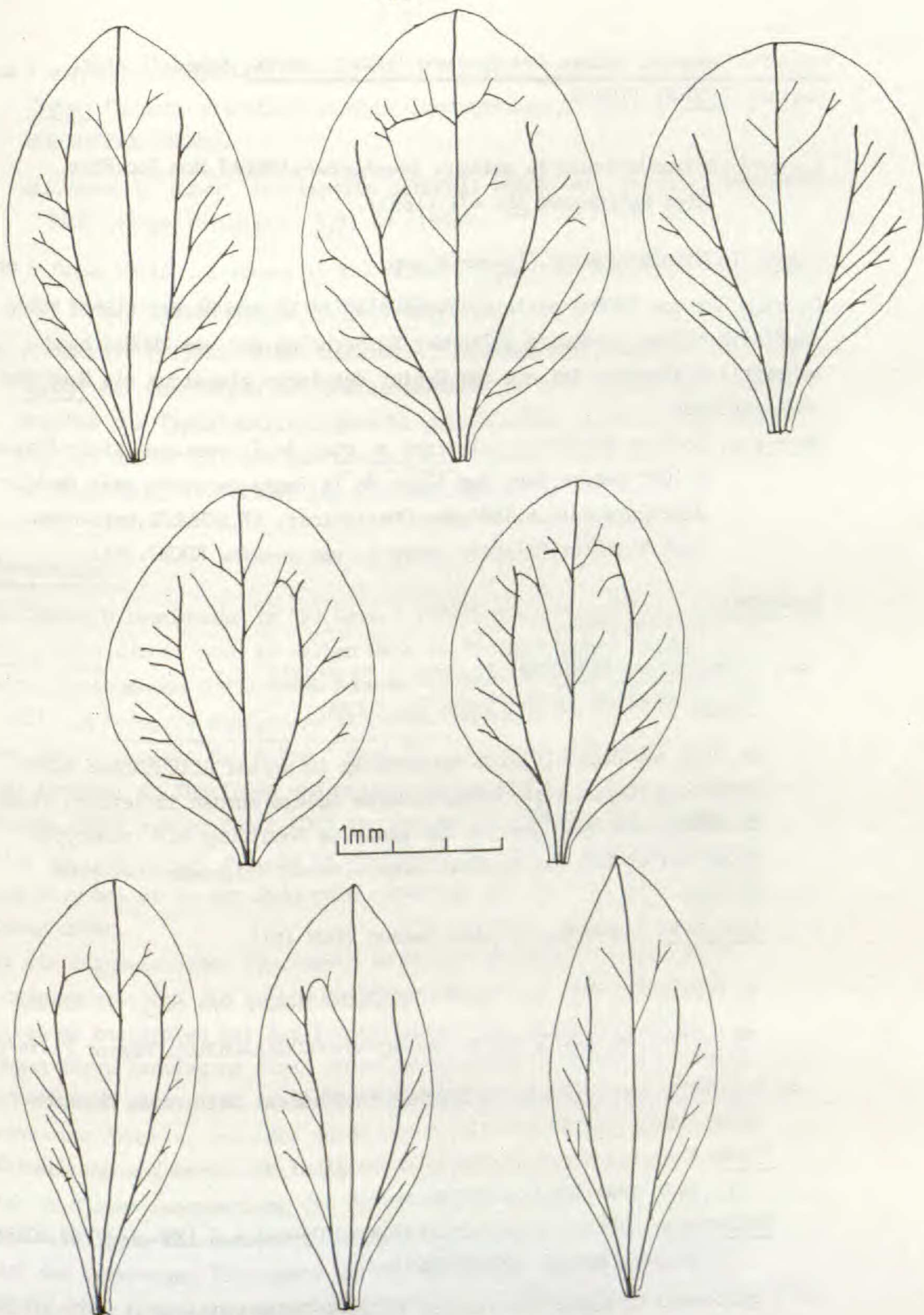


Abb. 30. *Polygala amara* subsp. *amara*. Flügel und Flügelnervatur.



*Polygala amara* L. subsp. *brachyptera* (CHODAT) HAYEK, Sched.fl.stir.  
exsicc. 9-10:21 (1906).

Basionym: *Polygala amara* L. subvar. *brachyptera* CHODAT, Mem.Soc.Phys.  
Hist.Nat.Geneve 31: 471 (1893).

Typus: In Windischgarten, Alp.austr.sup.

Da sich der von CHODAT zitierte Typusbeleg in seinem Herbar bisher nicht  
ausfindig machen ließ, wird folgender Herbarbeleg, der von CHODAT hand-  
schriftlich signiert ist, aus dem Gebiet des locus classicus als Neotypus  
vorgeschlagen:

Neotypus: Rochers et débris calcaires au pied de la montagne Klein-Pyrgas,  
à 1000 metres, dans les Alpes de la Haute-Autriche, près de Win-  
dischgarsten; 6.6.1864; Rec.Oberleitner. (F.SCHULTZ, herb.norm.  
Cent.9., 17ter, *Polygala amara* L. var. *genuina* KOCH). (M!).

Synonyme:

= *P. amblyptera* REICHENB., Pl.Crit.1: 26 (1823).

Typus: Arnstadt in Thüringen, leg.LUCAS.

Da sich der oben zitierte Herbarbeleg im Herbar REICHENBACH nicht  
ausfindig machen ließ- entsprechende Belege wurden im letzten Krieg  
zerstört- und auch die von ihm gegebene Abbildung als Iconotypus  
nicht verwendbar ist (s.Bemerkungen), wurde folgender Neotypus  
gewählt.

Neotypus: Arnstadt, leg.LUCAS, Herbar KOCH (L!).

≡ *P. amara* L. var. *amblyptera* (REICHENB.) KOCH, Syn.ed.1: 91 (1835).

≡ *P. amarella* CRANTZ subsp. *amblyptera* (KOCH) JAVORKA, Magyar Fl.:678 (1924).

= *P. amara* L. var. *balatonica* BORBAS, in Dörfler: Herb.norm. Nr.4314.  
Sched. Cent. 44: 89 (1902).

Typus: Hungaria occidentalis. In convallibus ad "Gyenes" prope "Keszthely".  
Majo 1894; leg.V.v.BORBAS.

Lectotypus: Keszthely, in convallibus ad Gyenes, 4.5.1894, leg.V.v.BORBAS;  
Herbarbogen-Nr.139992 (BP!).

≡ *P. amara* L. subsp. *balatonica* (BORBAS) JAVORKA, Magyar Fl.:678 (1924).



= *P. carpatica* WOLOSZCZAK, Spraw.Komis.Fizjogr. 22: 216 (1888).

Typus: Carpati orientales, montes Czywczynenses, Preluki, 1570 m, leg. WOLOSZCZAK (KRAM).

≡ *P. amara* L. subsp. *brachyptera* (CHODAT) HAYEK var. *carpatica* (WOLOSZCZAK) PAWL., Fragm.Fl.Geobot. 3,2: 59 (1958).

= *P. fatua* WALLR., Linnaea 4: 613 (1840). Typus: An schroffen Gipshängen des westlichen Harzes, Herb.WALLROTH (JE).

= *P. subamara* FRITSCH, Mitt. Naturwiss. Vereines Steiermark 44: 293 (1907).

Typus: Auf den Bergen der Obersteiermark. Da vom Autor keine genauen Angaben zur Typuslokalität gemacht werden, wähle ich folgenden Beleg aus dem Herbar FRITSCH zum Lectotypus: Obersteiermark, Seegraben bei Aflenz, 850 m, 27.5.1904, leg.FRITSCH (GZU!).

#### Bemerkungen:

REICHENBACH beschreibt in "Pl.Crit." (1823) eine *Polygala buxifolia* var. *glabra*, die er noch im selben Werk (S.91, Ergänzungen) wegen des schon bestehenden KUNTH'schen Namens *P.buxifolia* HUMB., BONP. & KUNTH (1821) in *Polygala amblyptera* REICHENB. umbenennt. Im Text (Nachr. und Beob.) bemerkt der Autor "Expl.50. fand Herr Apotheker LUCAS bei Arnstadt in Thüringen und teilte mir es mit".

Einige Jahre später führt KOCH in "Syn.ed.1" (1837) unter *P. amara* L. eine var. *amblyptera* auf, die er ebenfalls aus der Gegend von Arnstadt angibt, wobei er in der Synonymie eindeutig auf *P.amblyptera* REICHENB. Bezug nimmt.

Da ein entsprechender Typusbeleg im Herbar REICHENBACH nicht mehr vorhanden ist, muß die Abbildung 50., tab.24, die REICHENBACH seiner Diagnose beigegeben hat zur Typifizierung herangezogen werden. Gegen diese Festlegung eines Iconotypus wäre wohl auch nichts einzuwenden, wenn sich nicht im Herbar KOCH ein von LUCAS bei Arnstadt gesammeltes Exemplar befinden würde, das sich keinesfalls mit der von Reichenbach gegebenen Abbildung identifizieren läßt. Von Bedeutung ist in diesem Zusammenhang die Bemerkung REICHENBACH's in "Fl.germ. exc." (1831), wo der Autor bei *P.amblyptera* (Nr.2401) erwähnt, daß diese auf den Kalkbergen Thüringens verbreitete Sippe von Hornung immer in falschen Exemplaren verschickt wurde "... semper falsa specimina misit HORNUNG".



Diese Unterstellung REICHENBACH's weist aber KOCH in einer kurzen Notiz auf seinem Herbarbeleg entschieden zurück, wobei er anmerkt "REICHENB. Bemerkung in 'Fl.germ.exc.'" tut HORNUNG sehr unrecht. Die von HORNUNG und REICHENBACH voriges Jahr eingesendeten Exemplare sind von eben diesem Standorte durch Herrn Apotheker LUCAS in Arnstadt gesammelt, wie die früheren, wonach REICHENBACH seine Figur 50. in "Iconogr.bot." bildete, aber wahrscheinlich waren die letztgesandten Exemplare in einer anderen Entwicklungsperiode gesammelt, wodurch die Sepala etwas anders ausschauen".

Diese widersprüchliche Situation führte schließlich dazu, daß die von REICHENBACH abgebildete Pflanze sogar mit P. calcarea F.W.SCHULTZ in Zusammenhang gebracht wurde (REICHENBACH fil., 1858), so daß HAUSKNECHT (1892) sogar die Forderung erhob, daß die von SCHULTZ beschriebene *P. calcarea* (1837) dem Prioritätsgrundsatz entsprechend eigentlich *P. amblyptera* REICHENB. heißen müßte. Diese Schlußfolgerung mag zwar richtig sein, jedoch bleibt zu bedenken, daß *P. calcarea* nicht in Thüringen vorkommt, die Abbildung keinesfalls ein typisches Exemplar dieser Sippe darstellt, die von LUCAS gesammelten Pflanzen aus Arnstadt im Herbar KOCH nicht mit der Abbildung übereinstimmen und die Diagnose ("zerstreute untere Blättchen; Flügel kürzer als die Blumenkrone") durchaus auch auf *P. vulgaris* L. bezogen werden kann. Diese Unstimmigkeiten lassen es als wenig sinnvoll erscheinen, die Abb. 50. in REICHENBACH's "Pl. Crit." (1823) als Iconotypus zu verwenden und daraus wenig fundierte nomenklatorische Konsequenzen abzuleiten. Aus diesem Grund wurde der von LUCAS bei Arnstadt gesammelte Beleg aus dem Herbar KOCH als Neotypus ausgewählt.

Beschreibung: Pflanze ausdauernd; - Pfahlwurzel dünn, fein verästelt, 2-6 cm lang, hellbraun; - Stengel + zahlreich, aufsteigend oder aufrecht, teilweise schwach ästig, 10-25 (30) cm hoch, schwach behaart, mit grundständiger Blattrosette; - Rosettenblätter verkehrt-eiförmig bis spatelig, 10-40 mm lang und 4-15 mm breit, am Grund lang keilförmig verschmälert, oben abgerundet oder stachelspitz; - Stengelblätter lanzettlich, zuge-



spitzt, mitunter leicht asymmetrisch, 10-30 mm lang und 3-8 mm breit, dicht stehend, nach oben zu + deutlich an Größe zunehmend, mit der größten Breite etwa in der Mitte, Rosettenblätter doppelt so lang wie die Stengelblätter, seltener gleichlang;- Blütenstand traubig, vielblütig, zu Beginn der Anthese dicht, pyramidal, später verlängert, locker, 4-12 cm lang;- Blüten dunkelblau, seltener weiß;- Blütenstiel 1,0-2,0 mm lang;- Tragblätter länglich-eiförmig bis lanzettlich, 1,5-2,3 (2,5) mm lang, etwa so lang wie der Blütenstiel;- Vorblätter 0,7-1,3 mm lang;- Kelchblätter linealisch, zur Blütezeit abstehend, undeutlich dreinervig, 2,8-3,8 (4,2) mm lang, die Einschnürung am unteren Kronblatt um 10-30 % überragend und die Krista 1/3 - 2/3 ihrer Länge überlappend;- Flügel verkehrt-eiförmig, an der Spitze abgerundet, am Grund keilförmig verschmälert (Basiswinkel  $40-75^{\circ}$ ), (4,5) 5,0-6,2 (6,5) mm lang und (1,8) 2,2-4,0 mm breit, mit der größten Breite in der oberen Hälfte;- Flügel nervatur offen, seltener halb-geschlossen, mit 1-2 Netzmaschen, Mediannerv erst im oberen Drittel in 1-4 kurze Apikalnerven verzweigt, die Lateralnerven mit 3-6 (9) freien Ästen im Randbereich;- Krone 4,5-5,8 (6,0) mm lang, der röhrige Teil etwa so lang wie der freie oder kürzer, mit deutlicher Einschnürung, Kronblätter kürzer als die Flügel;- Krista deutlich abgegliedert, mit 12-18 (25) Fransen, diese (1,5) 1,9-2,6 mm lang;- Griffel 1,2-1,7 mm lang, etwa so lang wie der Fruchtknoten;- Kapsel verkehrt-herzförmig, am Grund + keilförmig, 4,0-5,0 (5,5) mm lang und 3,5-4,5 mm breit, die Flügel schmaler als die Kapsel (FFB:KB=55-90 %) und wenig länger als diese (FFL:KL=100-130 %), mit 0,3-0,5 mm breitem Hautrand;- Samen länglich-eiförmig, 2,1-2,6 mm lang und 1,0-1,4 mm breit, mit langen Borsten besetzt, Elaiosomlappen ungleich, die beiden Seitenlappen 0,6-0,9 mm lang und 30-35 % der Samenlänge einnehmend.

Variabilität: *P. amara* subsp. *brachyptera* umfaßt 3 räumlich getrennte Varianten, die durch eine relativ konstante Merkmalskombination charakterisiert sind. Zwei dieser geographischen Rassen wurden früher als eigene Arten unterschieden - *P. carpatica* WOL. (1888) und *P. subamara* FRITSCH (1907). In Kenntnis des umfangreichen Herbarmaterials aus dem gesamten Verbreitungs-



gebiet kann eine spezifische Trennung jedoch nicht aufrecht erhalten werden. Das Bild von *P. amara* subsp. *brachyptera*, wie es sich im Augenblick darbietet, zeigt, daß es sich um eine sehr variable Sippe handelt, deren Extrenglieder durch eine kontinuierliche Reihe von Übergangsformen miteinander verbunden sind. Eine Ursache für die ausgeprägte Merkmalsvariabilität dürfte wohl auch in Hybridisierungsvorgängen zu suchen sein. So zeigen Formen der Alpen in ihren Merkmalen bisweilen eine Annäherung an *P. alpestris*, während die ungarischen und ostkarpatischen Pflanzen mehr *P. amarella* gleichen.

Wegen der größeren Zahl an Zwischenformen, der geographisch unvollständigen Trennung sowie aufgrund der weitgehenden Überlappung der Merkmalsamplituden schien es nicht angebracht diese Varianten als Unterarten einzustufen. Die in ihrem Merkmalsbestand relativ gut geschiedenen "Ecktypen" sind im folgenden als "minor variant" (BABCOCK, 1947), im Deutschen steht dafür der Ausdruck "Variante" (Abk. var. mit beigefügter Ziffer), kurz charakterisiert.

Var.1 - (Typische Form: *P. amara* L. subvar. *brachyptera* CHODAT)

Flügel länglich-eiförmig, abgerundet, 5,5-6,5 mm lang und 2,5-4,0 mm breit, deutlich länger als die Kapsel (FFL:KL= 110-130 %) und nur wenig schmaler (FFB:KB= 70-95 %); Kelchblätter über 3,5 mm, die Einschnürung am unteren Kronblatt deutlich überragend; Krone kürzer als die Flügel; Fransen des Anhängsels 2,0-2,6 mm lang, (Abb. 33.).

Var.2 - (*P. amara* L. var. "*amblyptera*" KOCH - non *P. amblyptera* REICHENB.)

Flügel verkehrt-eiförmig,  $\pm$  rundlich, 4,5-5,8 mm lang und 2,0-3,0 mm breit, etwa so lang wie die Kapsel (FFL:KL= 90-110 %) und nur wenig schmaler (FFB:KB= 70-90 %); Kelchblätter unter 3,5 mm, die Einschnürung am unteren Kronblatt nur wenig überragend; Krone etwa so lang wie die Flügel; Rosettenblätter oft nur wenig größer als die verlängerten Stengelblätter; Pflanze bis 30 cm hoch, (Abb. 35.).



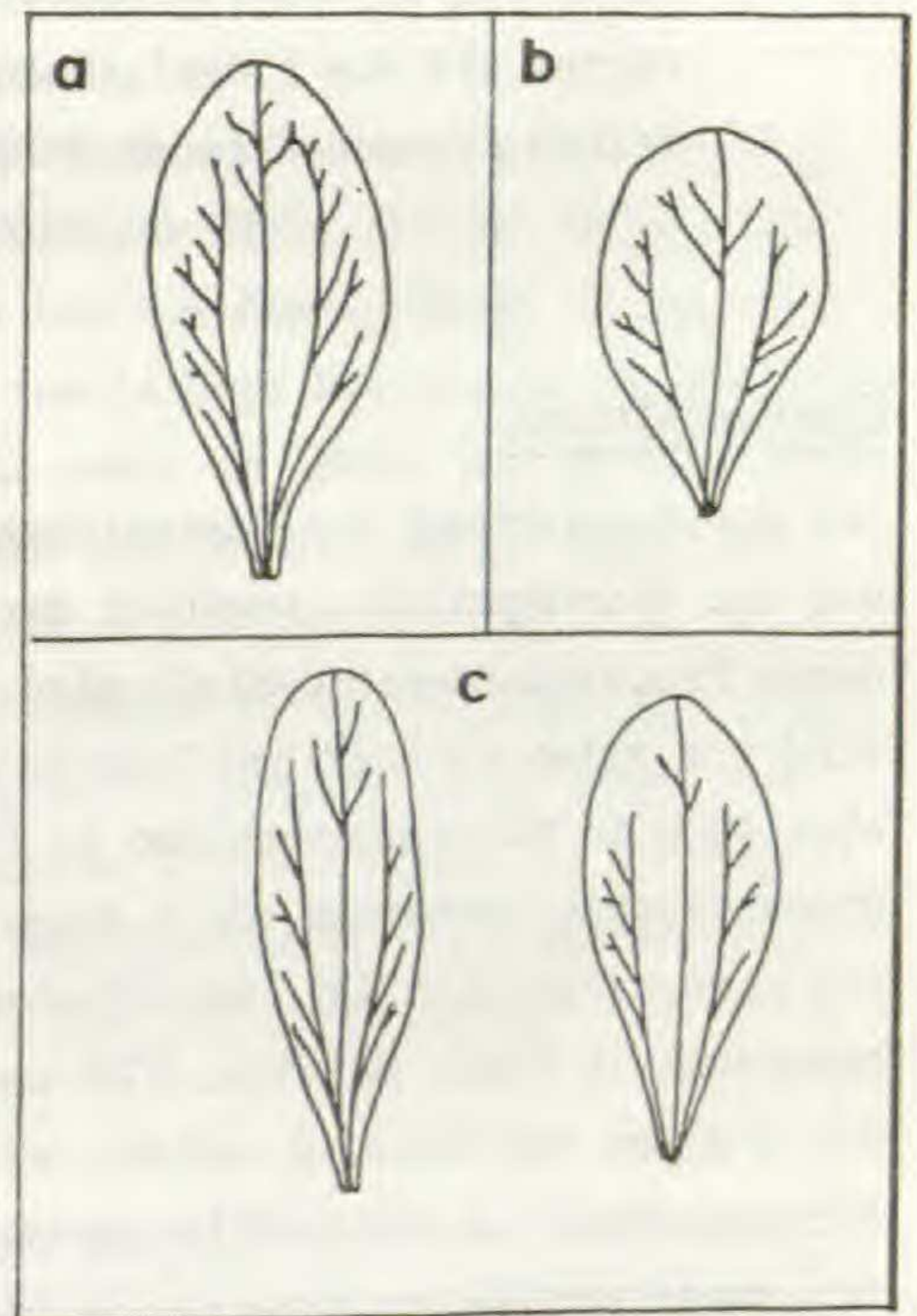
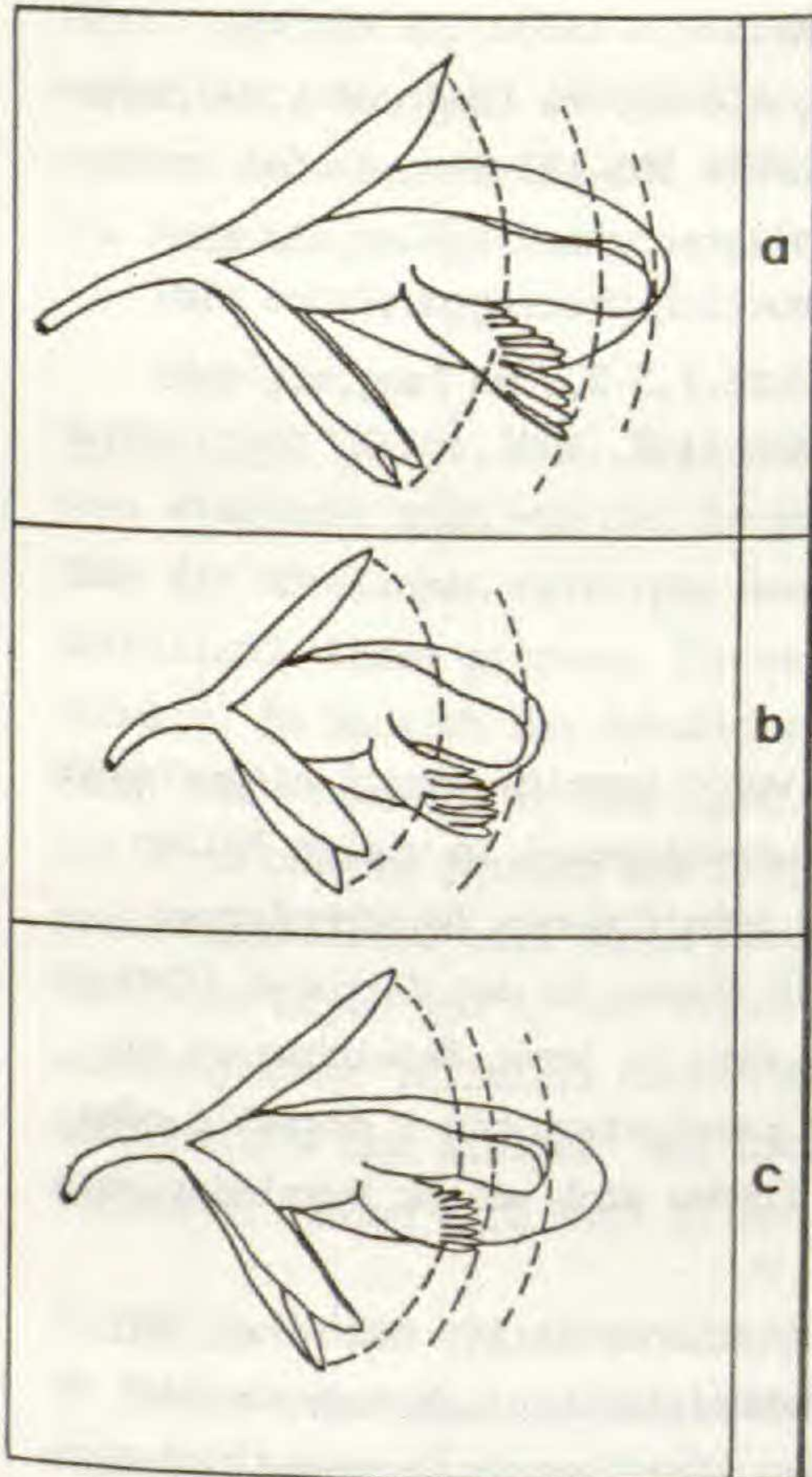
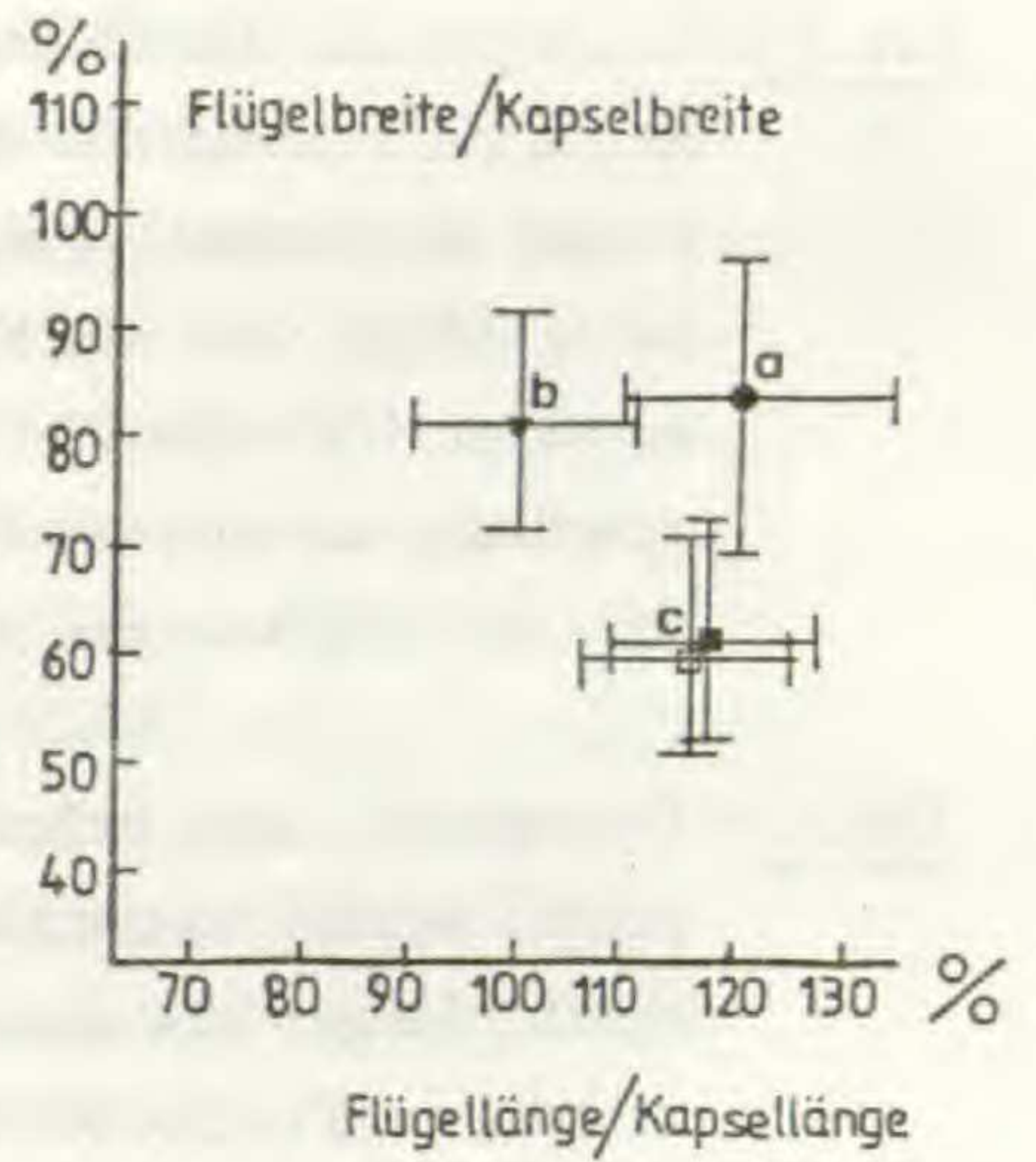
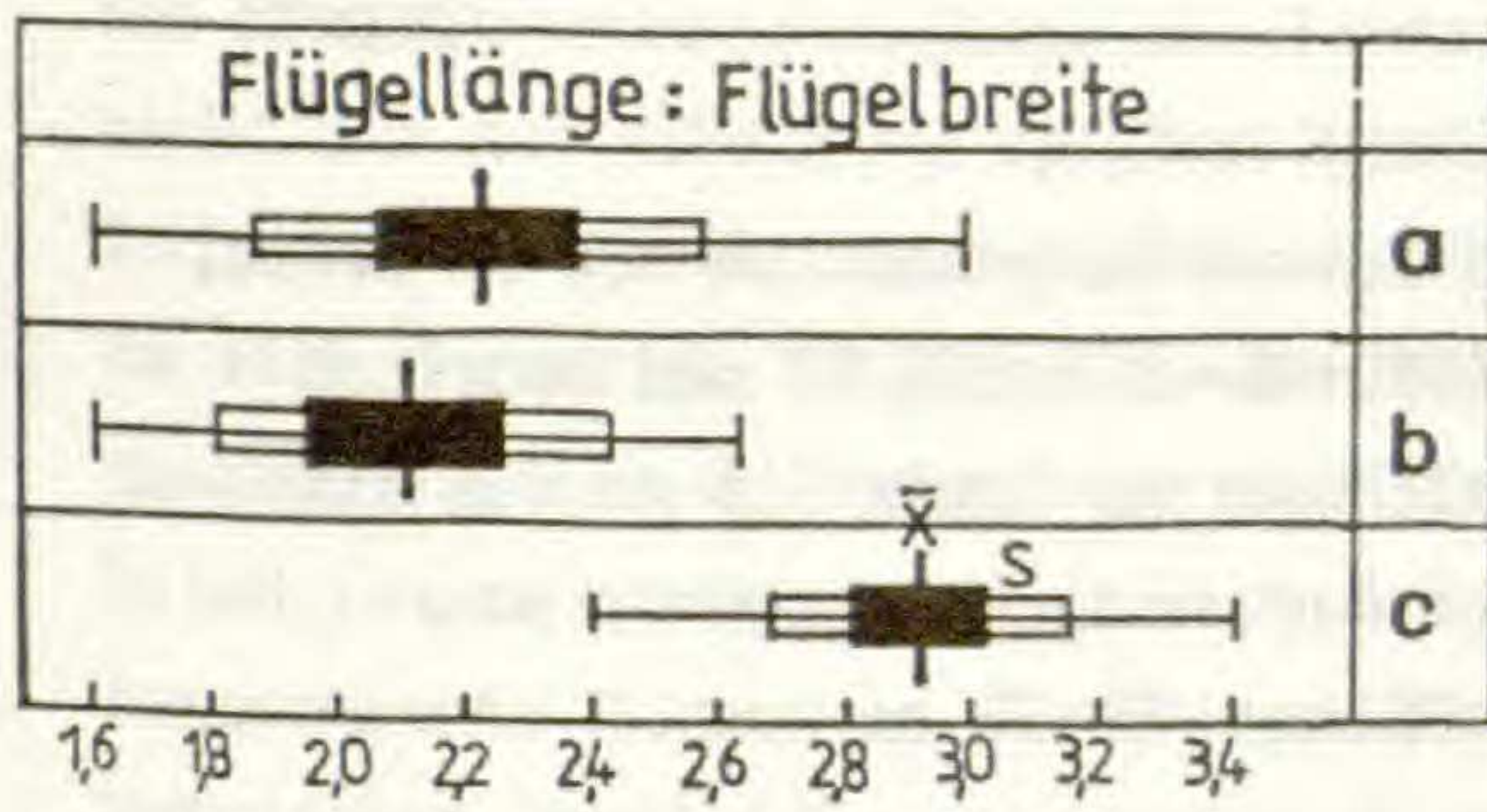


Abb. 31. Merkmale aus dem Blüten- und Fruchtbereich zur Unterscheidung der Varianten von *P. amara* subsp. *brachyptera*. a- Var.1, typische Form "brachyptera". b- Var.2, "amblyptera". c- Var.3, "carpatica" und Var.4, "balatonica".



Var.3 - (*P. carpatica* WOLOSZCZAK; *P. amara* L. subsp. *brachyptera* (CHODAT) HAYEK var. *carpatica* (WOLOSZCZAK) PAWL.).

Flügel elliptisch, stumpf, 4,5-5,5 mm lang und 1,6-3,0 mm breit, wenig länger als die Kapsel (FFL:KL= 105-125 %) und deutlich schmaler (FFB:KB= 50-75 %); Kelchblätter unter 3,5 mm, die Einschnürung am unteren Kronblatt nur wenig überragend; Krone etwa so lang wie die Flügel; Pflanze 10-20 cm hoch.

Var.4 - (*P. amara* L. var. *balatonica* BORBAS).

Flügel schmal lanzettlich, stumpf, 4,8-6,0 mm lang und 1,5-2,5 mm breit, länger als die Kapsel (FFL:KL= 105-125 %) und viel schmaler (FFB:KB= 50-70 %); Kelchblätter unter 3,5 mm, die Einschnürung am unteren Kronblatt deutlich überragend; Krone viel kürzer als die Flügel; Anhängsel kurz, 1,5-2,0 mm lang, mit sehr feinen Fransen; Pflanze 8-20 cm hoch. (Abb. 37.).

### Übergangsformen

bei der Besprechung der Scatterdiagramme wurde bereits darauf hingewiesen, daß die Heterogenität innerhalb der subsp. *brachyptera* in vielen Fällen durch Bastardierungen bedingt wird. Diese hybridogenen Zwischenformen sind vor allem im Nord- und Ostalpenbereich, ebenso in den Karpaten (Tatra) aber auch in Mitteldeutschland zu finden, also in jenen Bereichen wo ein sympatrisches Vorkommen von *P. amara* subsp. *brachyptera* mit *P. amarella* oder *P. alpestris* gegeben ist. Im Alpenbereich finden sich solche Hybridderivate bevorzugt in Höhen zwischen 1000 und 2000 m.

Die Analyse der Struktur solcher Mischpopulationen zeigt, daß neben den Ausgangsarten vor allem Pflanzen der  $F_1$ -Generation mit mehr oder minder intermediärer Merkmalsausprägung vorkommen, aber auch in geringem Umfang Rückkreuzungsindividuen auftreten. Zudem wird deutlich, daß in den höheren Lagen der Alpen ein wesentlicher Infiltrationsdruck auf die *P. amara*-Sippen von *P. alpestris* ausgeht, während diese Rolle in den tieferen Lagen, so etwa im Bereich der Mittelgebirge, von *P. amarella* übernommen wird. Das hat zur Folge, daß die Verteilung und Frequenz der Merkmale in unterschiedlichem Maße von der Introgression der jeweils beteiligten Sippen abhängig ist. Für die Etablierung solcher Hybriden ist als grundlegende Voraussetzung eine Isolation gegenüber den Ausgangsarten notwendig. Diesbezüglich kommt



der dominierenden Autogamie eine entscheidende Bedeutung zu; sie trägt nicht nur zur Erhaltung solcher Zwischenformen bei, sondern ist auch wesentlich für die Fixierung der intermediären Merkmalsausprägung verantwortlich. Da sich derartige Vorgänge vielerorts im Nord-und Ostalpenraum beobachten lassen und demzufolge auch früheren Autoren nicht verborgen blieb, ist es nicht verwunderlich, daß solche abweichenden Formen eine taxonomische Bewertung als Unterart erfahren haben. ROTHMALER (1976, Kritischer Band) führt sie unter *P. amarella* CRANTZ subsp. "*amblyptera*" (KOCH) JANCHEN auf, wobei allerdings bereits an dieser Stelle zu bemerken ist, daß nicht JANCHEN diese Umkombination vorgenommen hat, sondern daß sie bereits auf JAVORKA (1924) zurückgeht. Gleiches gilt für *P. amarella* CRANTZ subsp. *austriaca* (CRANTZ) JAVORKA.

Verbreitung (Karte, Abb. 32.): Das Hauptareal von *P. amara* subsp. *brachyptera* erstreckt sich von den Bergen Niederösterreichs und der Steiermark über die nördlichen Kalkalpen westwärts bis zum Ammergebirge. Durch eine auffallende Lücke getrennt finden sich inselartige Teilareale in der Nordschweiz, im Bereich der Schwäbischen Alb sowie im Gebiet von Spessart und Rhön. Die Vorkommen in Thüringen, im Harz und im Werragebiet umgrenzen den nördlichsten Bereich des Disjunktareals. Der südliche Teil des Verbreitungsgebietes wird durch einzelne Vorkommen in den Karawanken, in den Gailtaler Alpen und in den Dolomiten begrenzt. Demgegenüber umfaßt das osteuropäische Teilareal nahezu den gesamten Karpatenbogen und strahlt nördlich bis ins Kielcer- und Lubliner Hügelland nach Polen aus. Einzelvorkommen finden sich auch in den ungarischen Mittelgebirgen.

Standort: Montan bis alpin (300-2200 m), seltener auch kollin. Diese Sippe tritt bevorzugt in subalpinen Steinrasen und Felsfluren, vereinzelt auch in lichten Kiefernwäldern auf. Teilweise werden auch Quellfluren oder sumpfige Wiesen besiedelt. Flachgründige, humose und kalkreiche Böden, in den Mittelgebirgen meist auf Muschelkalk, sind kennzeichnend für diese Sippe.



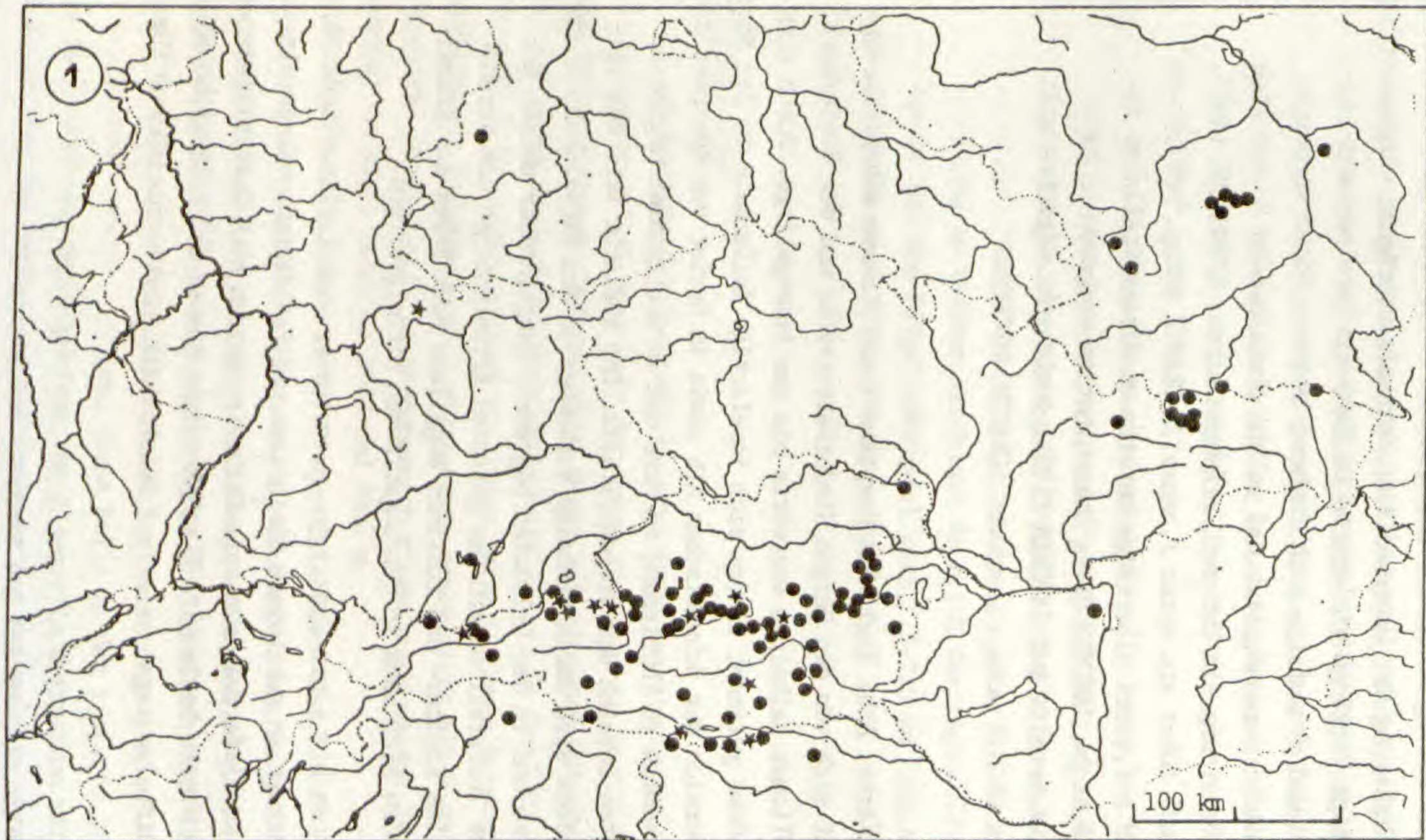


Abb. 32 a. Verbreitung von *P. amara* subsp. *brachyptera*. 1-Kernareal der Var. 1 "*brachyptera*". Zytologisch untersuchte Populationen sind mit Sternsignatur (\*) gekennzeichnet.



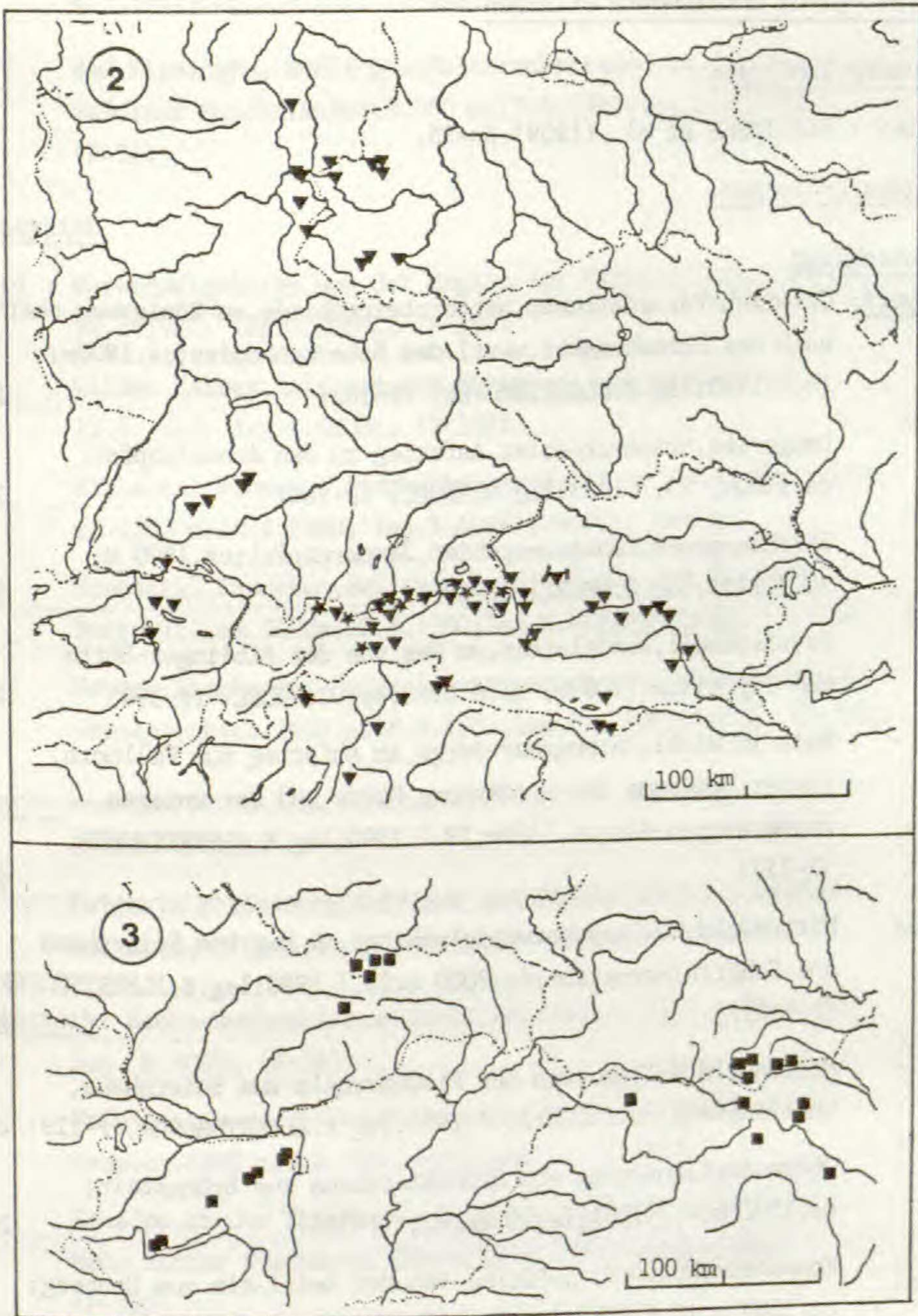


Abb. 32 b. Verbreitung von *P. amara* subsp. *brachyptera*. 2-Nordalpiner und mitteldeutscher Arealanteil der Var. 2 "*amblyptera*". 3- Karpatisches Teilareal der Var. 3 "*carpatica*" und Var. 4 "*balatonica*".



## Karyologisch untersuchte Pflanzen

### Frühere Zählungen:

Polen : SKALINSKA et al. (1959)  $2n=28$ .

### Eigene Zählungen:

#### Deutschland

- Bayern: Garmisch-Partenkirchen, Wettersteingebirge, am Königsweg oberhalb des Schachensees, westl. des Schachenkopfes; ca. 1900m; 16.7.1983; leg. E. ALBERTSHOFER; (P-382).....  $2n=34$
- Lenggries, Brauneckgebiet, Aufstieg zu den Achselköpfen; ca. 1500m; 23.7.1983; leg. G. HEUBL; (P-384).....  $2n=34$
  - Berchtesgaden, Königsseegebiet, Jennergipfel; ca. 1800 m; 30.7.1983; leg. G. HEUBL; (P-386).....  $2n=34$
  - Bayrischzell, Wendelstein, am Weg von der Aiblinger-Hütte zum Gipfel; ca. 1700 m; 21.8.1983; leg. G. HEUBL; (P-390).....  $2n=34$
  - Reit im Winkl, Chiemgauer-Berge, am Aufstieg zum Fellhorn, in der Umgebung der Hindenburg-Hütte und der unteren Hemmersuppen-Alm; ca. 1300m; 19.7.1980; leg. E. ALBERTSHOFER (P-117).....  $2n=34$
  - Mittenwald, Wallgau, Karwendelgebirge, am Weg vom Soiernhaus zur Schöttelkarspitze; ca. 2000 m; 26.7.1980; leg. E. ALBERTSHOFER; (P-118).....  $2n=34$
  - Mittenwald, Wallgau, von der Fischbachalm zum Soiernhaus, Lakaiensteig; ca. 1500m; 26.7.1980; leg. E. ALBERTSHOFER; (P-119).....  $2n=34$
  - Oberaudorf, Aufstieg vom Brunnsteinhaus zum Brunnstein; ca. 1500 m; 4.7.1981; leg. G. HEUBL; (P-335).....  $2n=34$
  - Rosenheim, Nußdorf, Aufstieg von der Deinl-Alm zum Heuberg; ca. 1500 m; 14.6.1980; leg. E. ALBERTSHOFER; (P-101).....  $2n=34$
  - Chiemgauer-Berge, Geigelstein, Hänge unterhalb des Gipfels; ca. 1700 m; 11.7.1981; leg. G. HEUBL; (P-340).....  $2n=34$



- Bayrischzell, vom Sudelfeld zum Großen Traithen; ca. 1700 m;  
4.7.1981; leg. G. HEUBL; (P-336)..... 2n=34
- Bad Kissingen, Nüdlingen, Halbtrockenrasen im lichten Pinus-  
wald; auf Muschelkalk; ca. 300 m; 13.6.1981; leg. L. MEIEROTT;  
(P-314)..... 2n=34

## Österreich

- Tirol : Karwendelgebirge, von der Engalm zur Falkenhütte; ca. 2000 m;  
10.7.1981; leg. G. HEUBL; (P-380)..... 2n=34
- Wilder Kaiser, Aufstieg zum Stripsen-Joch; ca. 1500 m;  
12.6.1982; leg. G. HEUBL; (P-388)..... 2n=34
  - Stubaital, Froneben, Starkenburger-Hütte am Hohen Burgstall;  
ca. 2200 m; 10.8.1980; leg. E. ALBERTSHOFER; (P-136)..... 2n=34
  - Stubaital, Froneben, zwischen Sennjoch und dem Niederen  
Burgstall; ca. 2000 m; 10.8.1980; leg. E. ALBERTSHOFER; (P-135).... 2n=34
  - Reutte, Tannheimer-Berge, Alpenrosenweg vom Hahnenkamm zum  
Gehrenjoch; ca. 1650 m; 28.6.1981; leg. E. ALBERTSHOFER; (P-332)... 2n=34

Kärnten: Hermagor, Windische Höhe; ca. 1100 m; 20.6.1981; leg. E. ALBERTS-  
HOFER; (P-321)..... 2n=34

- Feistritz o. Bleiburg, Auffahrt zum Petzen, kurz vor Sieben-  
hütten; ca. 1700 m; 13.6.1981; leg. G. HEUBL; (P-304)..... 2n=34

Steiermark: Hochschwabgebiet, am Seebergsattel; ca. 1200 m; 11.6.1983;  
leg. R. VOGT; (P-383)..... 2n=34

- Gröbming, Stoderzinken-Hochstraße, kurz vor dem Steiner-  
Haus; ca. 1800 m; 5.6.1981; leg. G. HEUBL; (P-247)..... 2n=34
- Saualpe, an der Straße von Wolfsberg zum Klippitztörl-  
Haus, hinter Preims; ca. 1300 m; 12.6.1981; leg. G. HEUBL;  
(P-300)..... 2n=34

Salzburger-Land: Windischgarsten, Stodertal, am Weg zur Hutterer-  
höß; ca. 1400 m; 5.6.1981; leg. G. HEUBL; (P-254)..... 2n=34



## Gesehene Belege

### Deutschland

Bayern: Zwischen Drachenloch und Schellenberg, an der bayerischen Grenze, 1891, KERNER (GZU); Schellenberg, beim bayerischen Grenzmauthaus, 1891, KERNER (GZU); Wendelstein, westl. Abhang, 1200 m, DOLENZ (GZU); Eiskapelle am Königssee, 1852, SENDTNER (M); Chiemgauer Berge, Hochfelln, 1895, HARZ (M); Funtensee bei Berchtesgaden, Rennergraben, 1699 m, 1933, PAUL (M); Berchtesgaden, Priesbergalpe, 1450 m, 1936, PAUL (M); Miesbach, Böschungen des Krottentalweges gegen das Taubensteinhaus, 1350 m, 1956, FREIBERG (M); Salzburger Alpen, am Steige von der Hinteren Dalsen nach der Roßalm am Ende der Aschentaler Wände, 1952, FREIBERG (M); Moränenhügel südl. Frieding, 1941, FREIBERG (M); Schliersee, zwischen Fischhausen und Kühzagl, 1908, BIBERSTEIN (M); Hochfelln, gegen die Brünnlingsalpe, 1908, VOLLMANN (M); Berchtesgaden, im Wald zwischen Königsbach und Königsbergalm, 1917, FREIBERG (M); Berchtesgaden, zwischen Wimbachgriesalpe und Kirche, 1350 m, 1939, PAUL (M); Berchtesgaden, Fischunkel, 1887, CORRENS (M); Jennergebiet, bei der Krautkaseralm, 1965, LIPPERT (M); Geigelsteingipfel, SW-Seite, 1850, SENDTNER (M); Wettersteingebirge, am Schachen, 1922, KRUBER (M); Griesen, zwischen Enning- und Rotmoosalm, 1500 m, 1963, BUTTLER (Bu); Berchtesgaden, Reiteralpe, obere Schwegelalm, 1000 m, 1968, BUTTLER & WUNDER (Bu); Ammergauer Alpen, nördlich Griesen, zwischen Hohem Brand und Brandjoch, 1800 m, 1978, LEWEJOHANN (GOET); Brunnstein bei Oberaudorf, 1500 m, VOLLMANN (M); Bad Reichenhall, Reiteralpe, 1800 m, 1903, VOLLMANN (M); Chiemgauer Berge, Alptritten an der Kampenwand, 1948, FREIBERG (M); Königssee, bei St. Bartholomä, 1866, KERNER (GZU); Oberfranken, Waldrand oberhalb Gambach, 1839, WILISCENIUS (WB); zwischen Altenberg und Nüdlingen, Halbtrockenrasen auf Muschelkalk, 1982, MEIEROTT (Me);

Baden-Württemberg: Lochen bei Balingen, 1870, HEGELMAIER (STU); Schwäb. Alb Farrenberg bei Mössingen, 1878, LECHLER (TUB); Eningen, Drackenberg, 1930, FAHRBACH (TUB);

Hessen: Eschwege, Schäferburg, SO Weißenborn, 1973, HOLTZ (GOET); Baden-stein bei Witzenhausen, 1971, WAGENITZ (GOET); Hörnelkuppe, Muschelkalk, 1924, FREIBERG (M); Höxter, am Ziegenberg, 1918, FREIBERG (M); Werragebiet, hedemünden, 1886, KNETSCH (ZT); Ollendorf, Hörnelkuppe, 1829, BARTHINZ (GOET); Ziegenberg bei Höxter, PFLÜMER (GOET); Südwestfuß des großen Mittelberg, zwischen Witzenhausen und Gertenbach, 1973, LEWEJOHANN (GOET); Nordhessen, Südhang der Graburg, Felsenhänge über dem Königental, ca. 1,6 km südlich Weißenborn, 1973, LEWEJOHANN (GOET); Südhang des Kindelberges bei Reichenbach, 1978, LEWEJOHANN (GOET);



Gesehene Belege:

Thüringen: Werragebiet, zwischen Motgenroda und Jaschstadt, 1924, FREIBERG (M); am Strohberge bei Martinroda, METSCH (M); Heiligenstadt, Elisabethhöhe bei Uder, 1899, PETER (GOET); Südharz, Alter Stolberg bei Stempeda, 1948, ÖSTERREICH (GOET); nahe Ahrnstadt, 1843, EKHART (TUB); Kyffhäusergebiet, 1950, ÖSTERREICH (GOET);

Österreich

Tirol: Blazer bei Matrei, 1870, KERNER (WU); ober der Mühlauer Klause bei Innsbruck, 1867, KERNER (WU); Wiesen unter dem Haller Salzberg, Kalk, 1866, KERNER (WU); Kitzbüheler Alpen, im unteren Grund, Achental, südlich Aschau, 1100 m, 1974, POLATSCHKEK (W); Unterinntal, Brandenbertal, nördlich Kramsach, 650 m, 1974, POLATSCHKEK (W); Tuxer Alpen, Kasern-Tuxer-Joch, am Aufstieg vom Kaserwinkl, ca. 1800 m, Kalk, 1977, POLATSCHKEK (W); Unterinntal, Gamskogel-Stadtberg, 1969, POLATSCHKEK (W); nördlich Hinterthiersee bei Kufstein, Schmiedthal, ca. 620 m, 1980, POLATSCHKEK (W); Tuxer Alpen, Kluppen- tal bei Obern-Kasern, ca. 1700 m, 1980, POLATSCHKEK (W); Kitzbüheler Alpen, Kitzbüheler Horn, 1968, NEUMANN (W); Tuxertal, zwischen Vorder-Lanersbach und Persal, 1978, POLATSCHKEK (W); zwischen Hinterthiersee und Landl, 750 m, Kalk, 1978, POLATSCHKEK (W); Unterinntal, Zahmer Kaiser, Kaisertal, zwischen Feldalm-Sattel und Stripsenjoch, 1580 m, Kalk, 1969, POLATSCHKEK (W); Tschirgant, am Aufstieg Zwischensimmering-Haiminger Alm, 1500 m, 1974, POLATSCHKEK (W); Stubai-er Alpen, am Abstieg Hasl-Pfarrach Alm, 1800 m, 1980, POLATSCHKEK (W); Unterinntal, am Aufstieg Brandenberg-Heumesseralm, 1100 m, 1975, POLATSCHKEK (W); Zirler Mähder bei Innsbruck, 1867, KERNER (WU); Stretserjoch, 1908, SCHNEIDER (W); Stubaital, am Serles, 1896, ARNOLD (M); Kufstein, bei der Sparchenmühle, 1903, MAYER (M); Sonnwendgebirge, bei Jen- bach, unter der Erfurter Hütte, 1905, HANDEL-MAZZETTI (GZU); Bergwiesen und Filzen um Kitzbühel, STEINER (WU);

Salzburger-Land: Kleinpyrgas pres de Windischgarsten, 1864, OBERLEITNER (WU); Tennengebirge, auf Felstriften oberhalb der Hengalpe nächst Abtenau, 1932, KORB (W); Radstätter Tauern, 1931, SCHNEIDER (W); Mönchberg bei Salz- burg, HINTERHUBER (W); Salzburg, Schafberg, 1923, RONNIGER (W); Salzburg, Roßfeld, 1200m, EYSN (W); Tennengebirge, Umgebung der Jagdhütte "am Thörl",



1600 m, 1915, GINZBERGER (WU); Sulzau, zwischen Golling und Werfen, 1957, REITER (M); Hohe Tauern, bei der St. Annenkapelle bei Hofgastein, 1943, FREIBERG (M); Untersberger Moor, 1230 m, EYSN (M); Niedere Tauern, Hochfeingruppe, Zmüllinggraben im Zederhauswinkel, 1917, VIERHAPPER (WU); Radstätter Tauern, im Lantschfeldgraben des Taurachwinkels, 1916, VIERHAPPER (WU); Oberösterreich: Hinterstoder, Hutterer-Böden, 1915, RONNIGER (W); Traunsee, Umgebung der Ansetz, FLEISCHMANN (W); Gmunden, Aufstieg vom Landachsee 1940, RONNIGER (W); Steyrling Tal, 600 m, 1972, SEIPKA (W); Stodertal, Bergwald am Potrawitzbach, 650-800 m, 1972, SEIPKA (W); Pötschenpaß, 1936, SCHNEIDER (W); Kronawettsattel bei Ebensee, 1921, RONNIGER (W); Dachstein, Wieselpe, 1921, RONNIGER (W); Traunsee, Lainautal, 1921, RONNIGER (W); Gosausee, Zwieselalp, 1923, RONNIGER (W); Lodinggraben bei Windischgarsten, 1863, OBERLEITNER (WU); Hallstätter See, Steeg, Soolweg, 1936, SCHNEIDER (W); Pyhrgas, Gowildalpe, 1928, SCHNEIDER (W); Steiermark: In der Waldregion um Admont, Kalk, STROBL (WU); bei Trofaiach nächst Leoben, 1866, KRONBERGER (WU); auf den Navritzen-Wiesen um Gschaid, 1904, GRIMBURG (W); Gamskogel ober Stübmung nächst Graz, 1891, PREISSMANN (W); Waldränder um Prähbichl bei Vordernberg, 1350 m, 1903, PREISSMANN (W); im Sunk ober Trieben, 1000 m, 1892, PREISSMANN (W); im Kalkgeröll auf Berghängen nächst Rosing bei Schladming, 1920, VETTER (W); Alpenmatten im Gnadenbachtale bei Aich, 1927, VETTER (W); Peggau, 1910, SCHNEIDER (W); Prebichl, 1913, SCHNEIDER (W); auf feuchten Wiesen bei Stübmung nächst Graz, 1867, OBERGMEINER (W); Fölz ad montem Hochschwab, Kalk, 1400 m, HAYEK (W); im Gesäuse bei Admont, 1878, WEISS (W); Weizklamm, 1911, SABRANSKY (W); Pleschkogel bei Graz, 850 m, 1882, PREISSMANN (W); Hochschwabgebiet, Tragöß-Oberort, Sonnenscheinalm, 1970, ZAK (W); Schladminger Tauern, Obersee, 1972, KLAUS (W); Veitsch, Aufstieg vom Radwirt, 1906, RONNIGER (W); Totes Gebirge, Rinnerhütte, Wildensee, 1823, RONNIGER (W); Mürrzuslag, Scheibenberg, 1906, RONNIGER (W); St. Lambrecht, auf der Grebenzen, 1932, RONNIGER (W); Schöckl, Aufstieg zum Schöcklkreuz, 1932, RONNIGER (W); Weizklamm bei Passail, 600 m, 1932, RONNIGER (W); Murtal, Mühlbachgraben, Weg auf die Plesch, 1980, SCHEUER (GZU); Trofaiach, in der "Klumpen", zw. Hirnalm und Klumpensee, 1976, POELT & PITTONI (GZU); Mühlbachgraben, Stift Rein, 1973, HAFELLNER (GZU); Seeberg, Aflenzer Staritzen, unter Seemauer, 1350 m, 1974, HAFELLNER (GZU); Stoderzinken bei Gröbming, 1907, THANER (GZU); Pfaffenkogel bei Stübmung, 1896, PALLA (GZU); Peggau, 1902, FRITSCH (GZU);



Hochschwabgebiet, Trawiesental, 1400 m, 1897, PALLA (GZU); Eisenerz, 1892, KRASAN (GZU); Aflenz, Bürgeralpe, 1600 m, 1916, VITTORELLI (GZU); Hochschwab, Bürgeralpe-Voitsthalerhütte, 1912, CZESKA (GZU); Schöckel, 1450 m, VITTORELLI (GZU); Stübming, 1944, BRATH (GZU); Fischbacher Alpen, Sonnwendstein, felsige Stellen gegen Dürrgraben, 1944, WIDDER (GZU); Rottenmanner Tauern, Triebenstein, 1959, RÜESSLER (GZU); Hochschwab, Trenchtling, Kalk, 1953, RÜESSLER (GZU); Umgebung von Tragöß, Grünersee, 1939, WIDDER (GZU); Tressen bei Aussee, Almwiesen, Kalk, 1907, DOLENZ (GZU); Bärentalalm bei Veitsch, 1400 m, 1913, DOLENZ (GZU); Metnitzer Alpen, Grebenzen bei St. Lambrecht, 1860 m, 1942, EGGLER (GZU); Pernegg, 1924, EGGLER (GZU); Schöckel, beim Novy Obelisk, EGGLER (GZU); Schneealpe, 1700 m, FRITSCH (GZU); Gesäuse, 1908, FRITSCH (GZU); Fölzgraben bei Aflenz, 1916, 765 m, MELZER (GZU); Seegraben bei Aflenz, 1904, FRITSCH (GZU); Murtal bei Kraubath, 1969, POELT (GZU); am Fuße des Pfaffenkogel, 1902, FRITSCH (GZU); Eisenerzer Alpen, unweit der Leobnerhütte, 1946, BRATH (GZU); Eisenerz, Erzberg, 1300 m, 1905, HANDEL-MAZZETTI (WU); Trofaiacher Alpen, am Reiting, 1891, WETTSTEIN & FREYN (WU); Wälder bei Peggau, 1906, THOMANN (M); Fölz am Hochschwab, 1400 m, 1905, HAYEK (M); am Fuße der Peggauer Wand, 1941, FREIBERG (M); Hochschwabgruppe, Ofenbachtal zw. Eisenerz und Hieflau, Schwarzluckenkogel, 680 m, 1972, SAUER (Sa); Hochschwab, Nordhang des Fölzgraben, 1959, SAUER (Sa); Niedere Tauern, Rottenmanner Tauern, "in der Gulsen" bei Kraubath, 600 m, SAUER (Sa); Ennstaler Alpen, Hänge der Köhlermauer zw. Buchau und Oberreith, SW St. Gallen, 800 m, SAUER (Sa); Hochschwab, Aflenzer Staritzen, oberhalb des Seebergsattels, 1350 m, 1973, DÖBBELER (Dö); Gesäuse, S Großreifling, Tamischbach-Graben, 900 m, Kalk, 1968, POLATSCHKEK (W); Wälder an den Abhängen des Eisenhutes bei Purrach, 1932, VETTER (W); Stangalpen, Rinseneck, 1928, GAYER (GZU); Gandlalm bei Prebichl, 1928, WIDDER (GZU);

Niederösterreich: Am Mittersee bei Lunz, 1885, KERNER (WU); am Wassersteige des Alpl, 1877, HALACSY (WU); St. Veit a.d. Triesting, oberhalb der neuen Kläranlage, 320 m, 1972, KRENDL (W); Rekawinkl, 1882, ZAHLBRUCKNER (W); Sonnige Berghänge bei Kaltenleutgeben, 1877, MÜLLER (W); Eisernes Thor bei Baden, 1887, REIMANN (W); Hardegg, 1888, OBORNY (W); Peilstein in Wienerwald, 1931, SCHNEIDER (W); Raxalpe, im Kalkgeröll unterhalb des Reißthaler-Steiges, 1891, RONNIGER (W); Rax, Brandschneidl, 1891, CUFODONTIS (W); Semmering, 1883, KRONFELD (W); Wiesen des Seeberges bei Seewiesen nächst Mariazell, 1890, PREISSMANN (W); Tonion, südl. von Mariazell, 1906, RONNIGER (W); Wienerwald, Anninger, Buchkogelklamm, Gaaden, 1914, RONNIGER (W); Katzelsdorf,



1883, KERNER (GZU); Semmering, Sonnwendstein, 1896, PALLA (GZU); Sebenstein, 1882, KERNER (GZU); Wien, bei Baden, 1886, FRITSCH (GZU); Kranichberg, 1968, SCHIEFERMAIR (GZU); Raxalpe, im Siebenbrunner Kessel, 1936, WIDDER (GZU); Pernitz, felsige Hänge an der Straße nach Pottenstein, 1894, FRITSCH (GZU); Schneeberg bei Reichsraming, STEININGER (WU); Lahnsattel, 1890, WETTSTEIN (WU); Wiesen um Klein-Zell, 1895, WETTSTEIN (WU); Grünbach, Föhrenwälder am Weg auf die Hohe Wand, 1898, HANDEL-MAZZETTI (WU); Rosaliengebirge, bei Frohsdorf, zw. Ammergraben und Schergengraben, GINZBERGER (WU); Lunz a. See, Stellen am Stockgrund, 1945, BRÄUNLE (GOET); Walster bei Mariazell, am Weg Rechengraben-Walster, 900 m, 1967, POLATSCHKEK (W); Raxalpe, Schütt der Griesleiten, 1884, WOLOSZCZAK (W);

Burgenland: Triften des Steinstückl bei Bernstein, 1922, VETTER (W);

Kärnten: Raibl, 1871, KRONBERGER (WU); Turracher Höhe, 1935, SCHNEIDER (W); Drautal westl. Lienz, am Flußufer bei Amlach bis zur Lienzer Klause, 1969, SEIPKA (W); Auf dem Hochobir bei Kappel, 2100 m, Kalk, 1886, PREISSMANN (W); Eisenkappel, Hochobir, 1907, RONNIGER (W); Bleiburg, Dobratschgipfel, 1907, RONNIGER (W); Hochstuhlgebiet, zw. Klagenfurter-Hütte und dem Matschacher-sattel, 1932, RONNIGER (W); Langalpental bei Radenthein, 1926, ARBESSER (GZU); Karawanken, im Bodental, 1939, WIDDER (GZU); bei Unterloibl, Kalk, 1889, JABORNEGG (GZU); Karawanken, Klagenfurter-Hütte, 1700 m, WAGENITZ (GOET); nahe Heiligenblut am Großglockner, HOPPE (KR):

Osttirol: Lienzer Dolomiten, Kerschbaumeralm, 1908, RONNIGER (W); Laserztal, oberhalb der Lienzer Dolomitenhütte, 1700 m, Kalk, 1967, POLATSCHKEK (W); zwischen Luttach und Weißenbach, 1881, TREFFER (WU); Hohe Tauern, am Kalserweg unterhalb vom Taurer, 1957, FREIBERG (M);

### Italien

Südtirol: Sexten, Altenstein, 1871, HUTER (WU); Val Fonda oberhalb Schluderbach, Dolomitengeröll, 1909, PREISSMANN (WU); Schlüterhütte gegen die Peitlerscharte, 1912, RONNIGER (W); Sextener Dolomiten, Nordfuß der Rotwandspitze und Neunerkofel, 1800 m, 1911, DOLENZ (GZU); Villnößtal, Schlüterhütte, 2300 m, 1912, STERNBACH (M); Enneberger Dolomiten, Kl. Roßkofel, 1962, BUTTLER (Bu); Suldental, Kalkschutt und Wiesen unterhalb Innersulden, ca. 1750 m, 11.-16.6.1984, MERXMÜLLER (M).



### Schweiz

Rigi, zwischen Staffel und Scheidegg, 1868, BRÜGGER (ZT); Schleithelm bei Schaffhausen, auf dem Randen, VETTER (Z); Ütli bei Zürich, 1892, ARNOLD (Z); Zürich, Nordseite des Aegsterberges, 780 m, 1945, ARNOLD (ZT);

### Tschechoslowakei

Montes Nitzke Tatry, in pascuis montanis inter pagos Donovaly et Sliacany, 950 m, 1963, HRABATOVA (W); Tatra, Zakopane, KOTULA (W); Tatra, gorna granica regli in Mietusiej Doline, 1880, KOTULA (W); Tatra, Bocran, 1879, KOTULA (W); Tatra, Lysanki, 1881, Kotula (W); Tematin, Kalk, 400-500 m, 1926, SUZA (W); Zakopane, unter Regle, 940 m, 1968, PIEKOS (W); mons Samkowa CZUBA, vallem Dolina Strazyska, 1100 m, FREY & JASIEWICZ (W); Tatra, Javorina, 1918, RONNIGER (W); Tatra, hintere Kupferscharte, Felstor Bramka, 1918, RONNIGER (W); Galizische Tatra, Koscieliskotal, 1300 m, 1914, SAGORSKI (M); Waldrand zw. Malliarska und der Kesmarker Tränke, 960 m, 1929, MAYER (M); Karpaten, Felsen des Rohatstockes, 1903, BRANCSIK (G); Karpaten, Durlberg, 1893, DRUDE (ZT); Tatra, in alpinis mut. Sina, 1560 m, 1938, DEYL (W); Montes Vysoko, Fatra, in graminosis alpinis montis Rozsutec, 1930, DEYL (W); Durlberg, Kalkabhänge, 1700 m, DRUDE (ZT);

### Ungarn

Comit. Pest, in montibus Dunazughegység. In graminosis declivi montis Nagyszénás supra vicum Nagykovácsi, 27.6.1947, J. PAPP (BP); Montes Vértes, in saxosis vallis Fánivölgy ad pagum Vérteskozma, 8.5.1931, LENGYEL (BP); Nagyszénás, 27.6.1947, PAPP (BP); Comit. Fehér, in rupibus calcareis vallis Fanien-völgy prope pagum Vérteskozma, 25.4.1943, KARPATI (BP); In carpatibus orient., in rupibus calcareis in subalp. Nagybagmász, supra pagum Bálabánya, ca. 1700 m, 14.7.1950, POU (BP); Montes Kezthely, in declivibus dolomitibus montis Petőhegy, supra pagum Gyenesdiás, 6.6.1955, POU (BP); Slovakia occidentali-borealis, montes Vysoko (Malá) Fatra, in graminosis alpinis montis Rozsutec, solo dolomitico, ca. 1450 m, 13.6.1930, DEYL, MEISNER & SILLINGER (BP); Comit. Vezprem, in graminosis prope pagum Vomarzvashegy, 11.5.1952, KAROLYI (BP);



### Ungarn

In apertis montium ad vallem Urvölgy, 27.7.1894, BORBAS (BP); Keszthely, Gyenesdiás, Petőhegy, 6.6.1955, SZODFRIED (BP); Veszprém, in caeduis vallis Büdöskuti, völgy dit. pr. pagum Gyenesdiás, 150m, 15.4.1960, KAROLYI (BP); Comit. Pest, Pilis-Čzaba, erdőben a lövölde völgyének felsőbb reszeben, 8.5.1911, BOROS (BP); Auf Wiesen unter der Stanitzka bei Čzaba, KERNER (WU); Pietra Muncelulus zw. Bejbanja und Petrosa, 1859, KERNER (WU); in pinetis ad Borotyanko, 1882, BORBAS (WU); Budapest, am Fuße des Hohensteines bei Piliszentivan, 1934, KORB (W); Budapest, Nord-  
abhäng des Nagy Szénáshegy bei Piliszentivan, 1929, RONNIGER (W); ad lacum balatonis, ad pagum Gyenes, 1894, BORBAS (W); am kleinen Heuberg bei Piliszentivan, 1930, KOVATS (M); Gyenes prope Keszthely, 1894, BORBAS (M);

### Rumänien

Maramures, in monte supra pagum Borsa, loco Lelici, 1100 m, 1945, COHAM (G);

### Jugoslawien

Slovenien, Maribor, Boč bei Poljane, 700 m, KRACH & KÖPF (M);



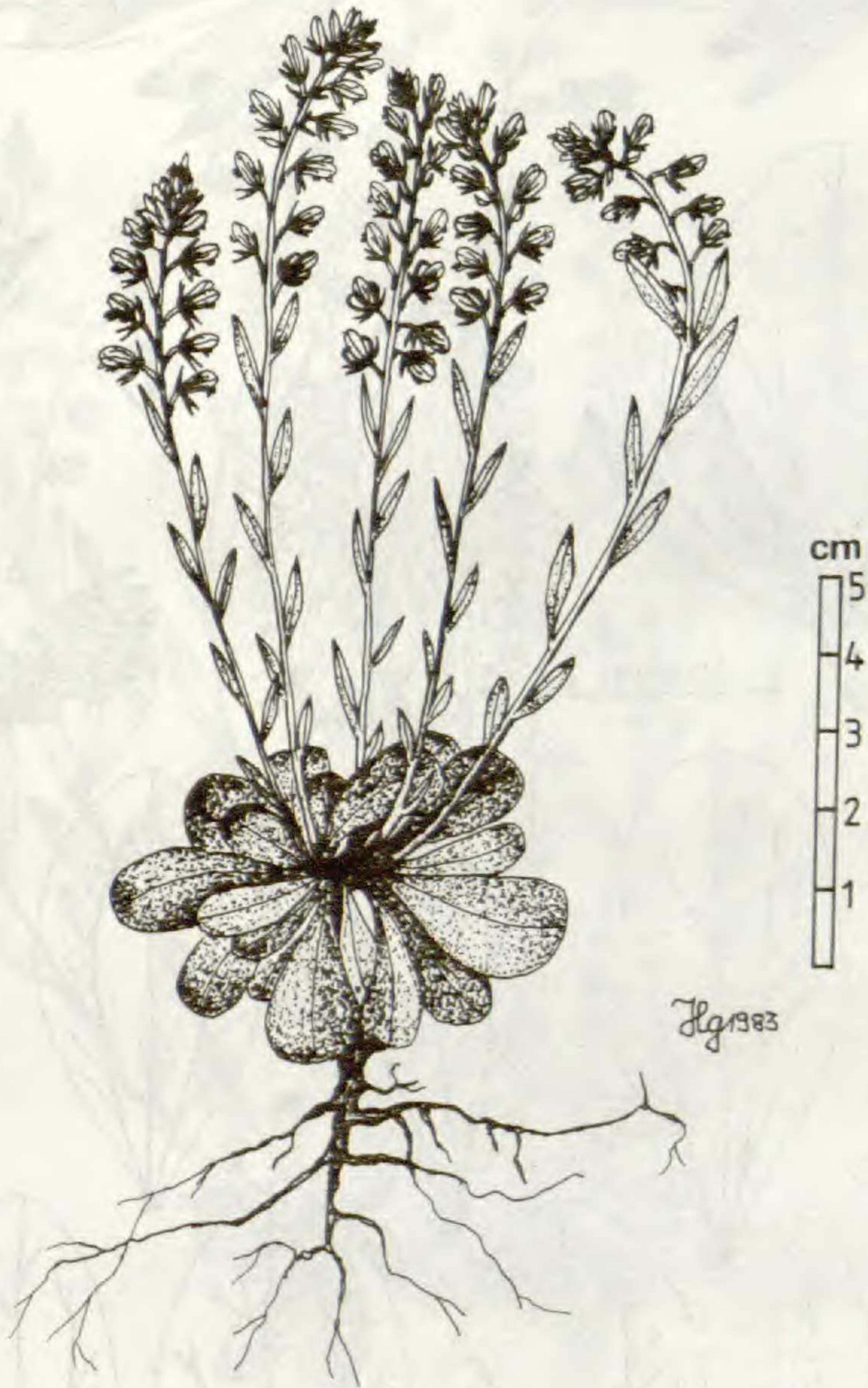


Abb. 33. *Polygala amara* subsp. *brachyptera*, Var. 1-typische Form.



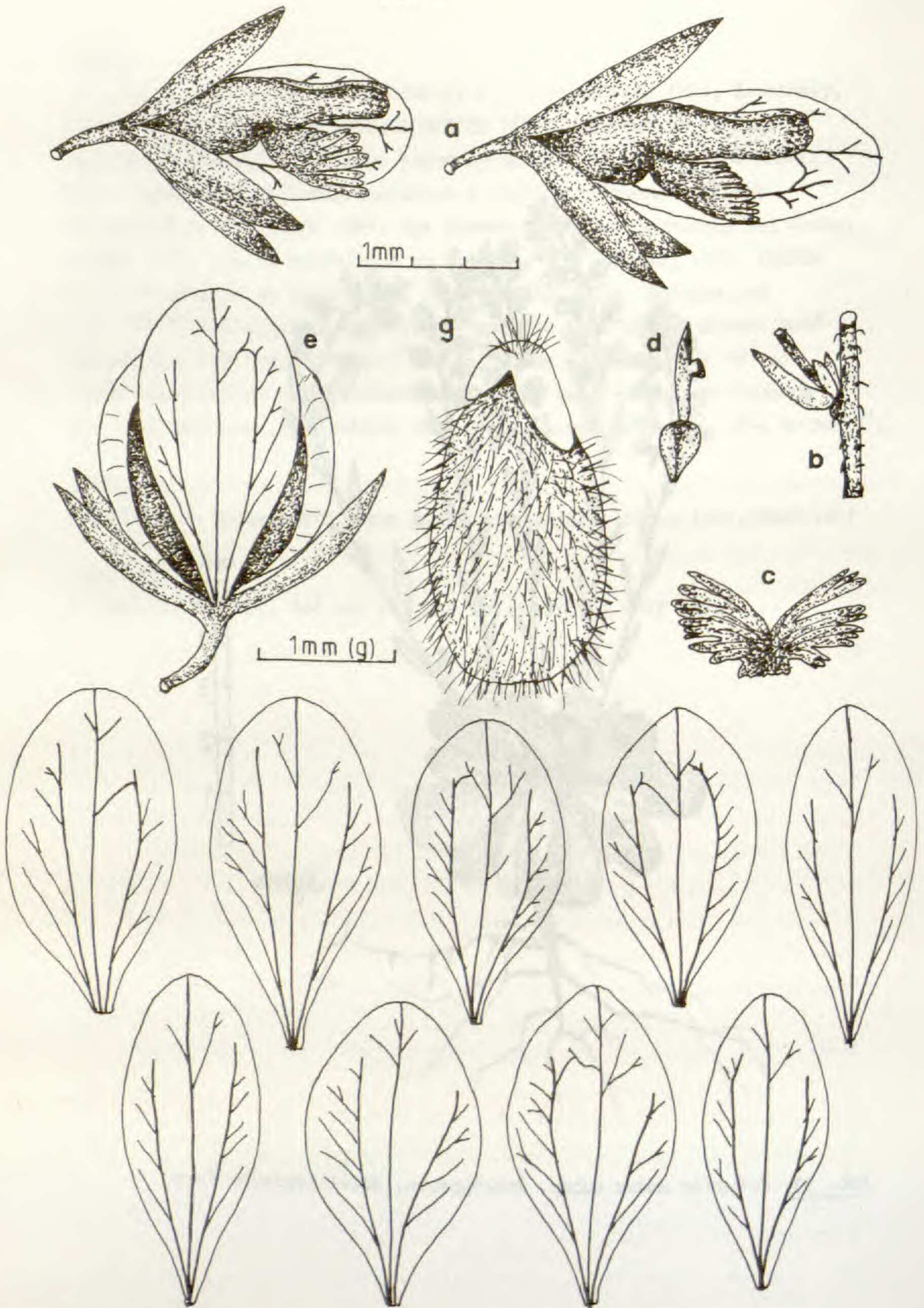


Abb. 34. *Polygala amara* subsp. *brachyptera*, Var. 1-typische Form. a- Blüte, Seitenansicht. b- Tragblatt, Vorblätter, Blütenstiel. c- Kronblattanhängsel. d- Griffel. f- Flügel. g- Samen.





Abb. 35. *Polygala amara* subsp. *brachyptera*, Var. 2 "amblyptera"



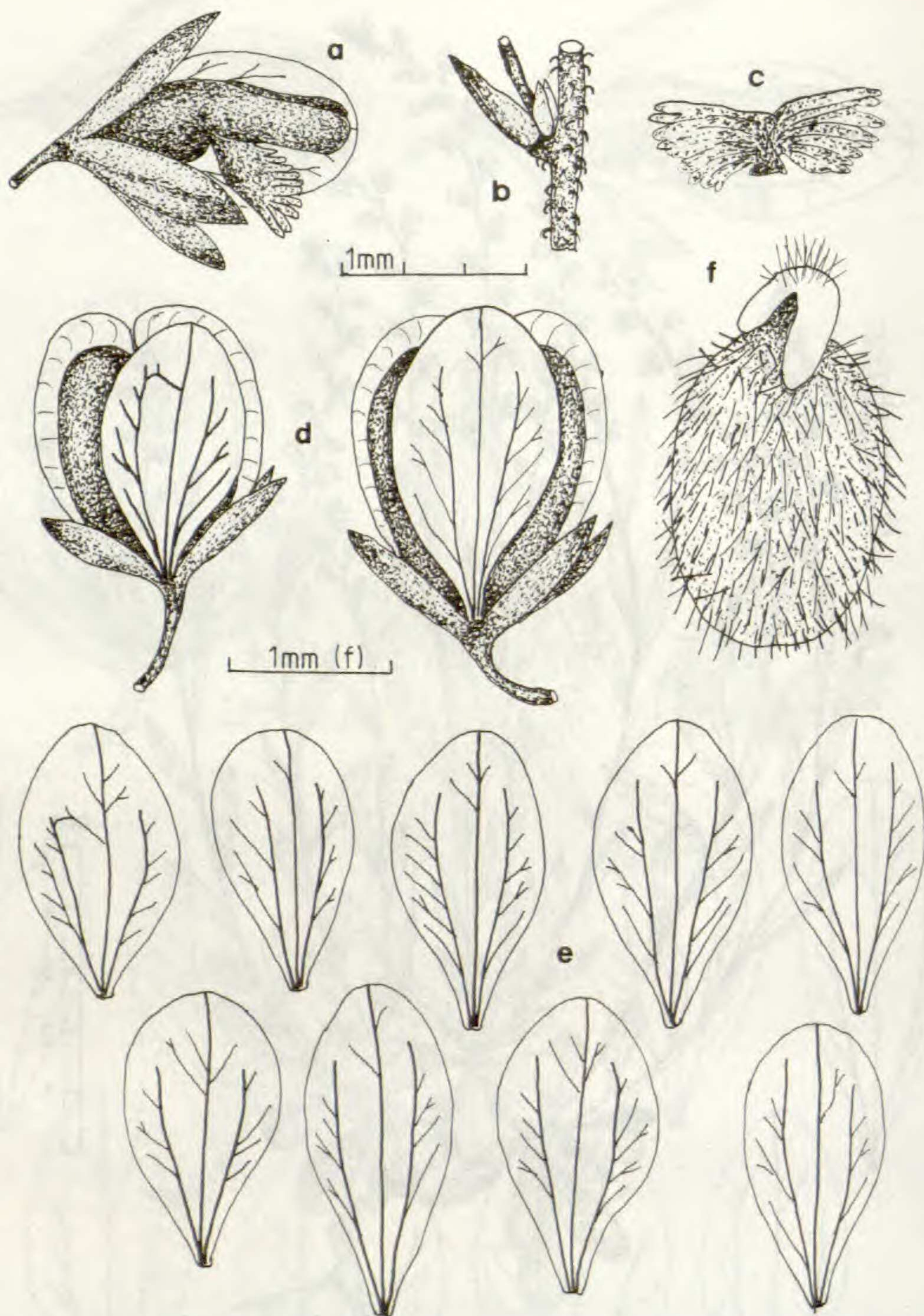


Abb. 36. *Polygala amara* subsp. *brachyptera* Var. 2 "amblyptera". a- Blüte  
Seitenansicht. b- Tragblatt, Vorblätter, Blütenstiel. c- Kronblattanhängsel.  
d- Kapsel. e- Flügel. f- Samen.



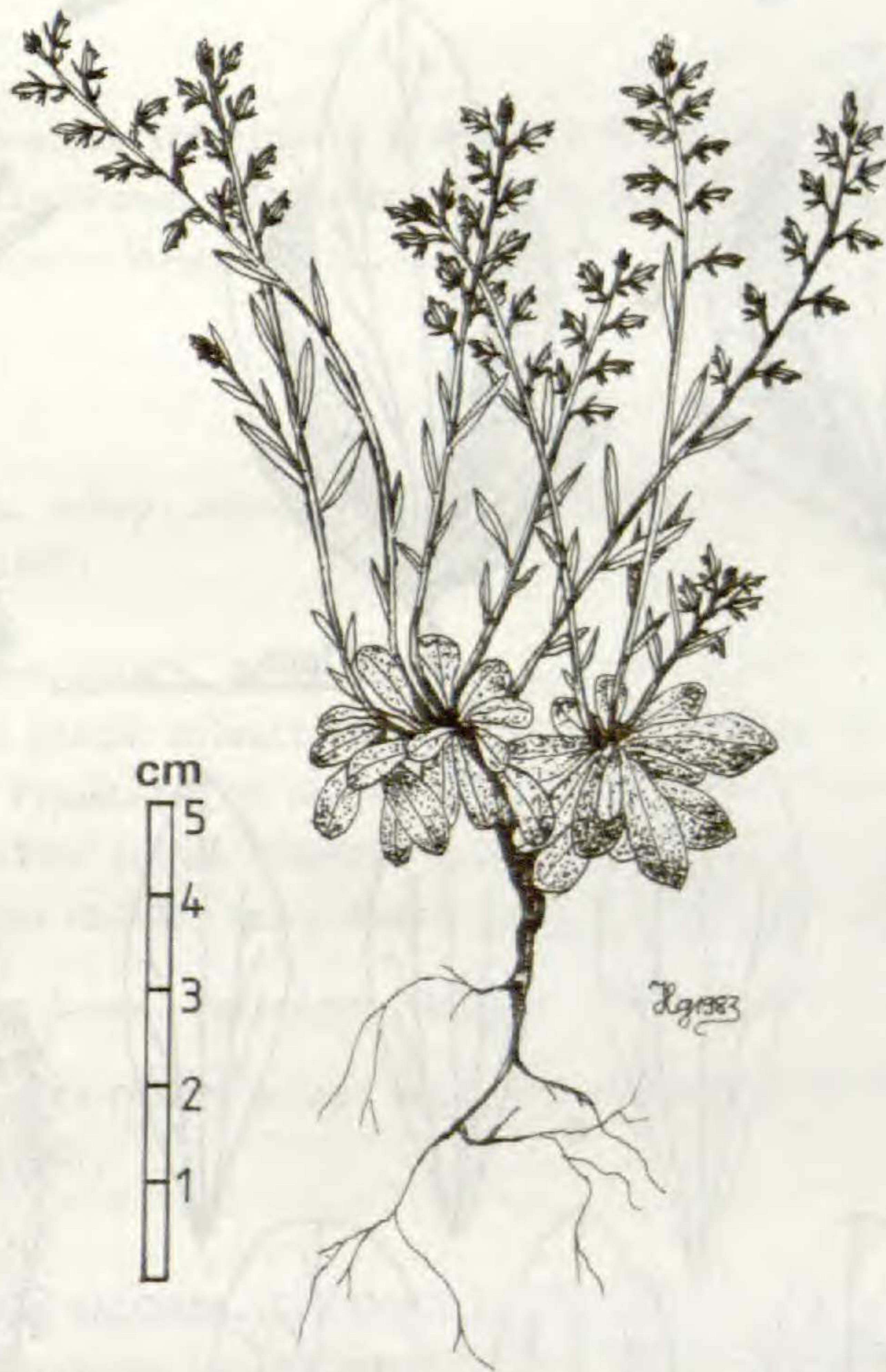


Abb. 37. *Polygala amara* subsp. *brachyptera* Var. 4 "balatonica".



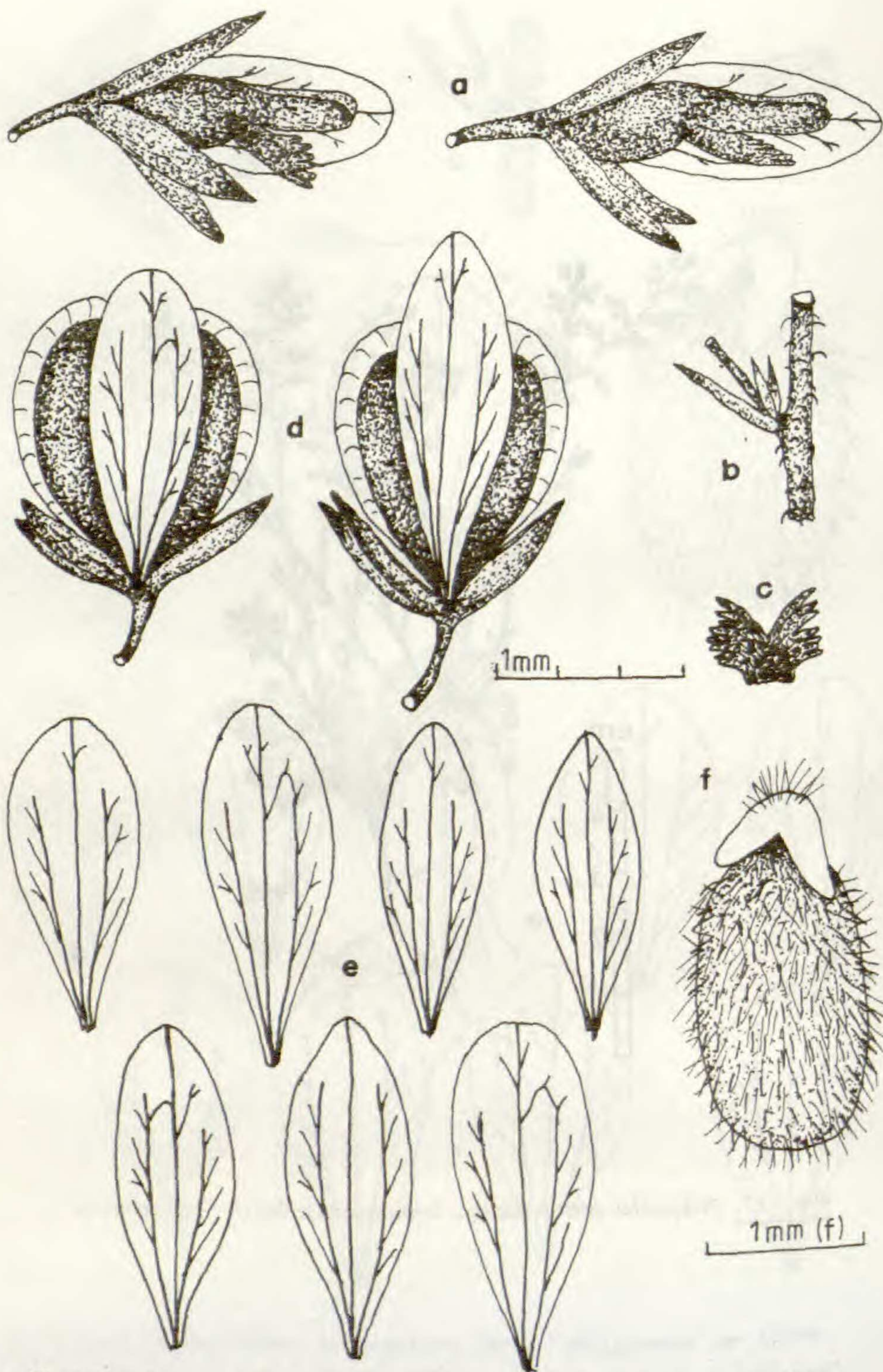


Abb. 38. *Polygala amara* subsp. *brachyptera* Var. 4 "balatonica". a- Blüte Seitenansicht. b- Tragblatt, Vorblätter, Blütenstiel. c- Kronblattanhängsel. d- Kapsel. e- Flügel. f- Samen.



Polygala amarella CRANTZ, Stirp. Austr. ed. 2,2:438 (1769).

Typus: Vulgatissima apud nos in pascuis siccis, etiam in pratis, Augarten, Brader, sed etiam in alpes ascendit, ubi longe laetior.

Da die Suche nach dem oben zitierten Herbarbeleg bisher ohne Erfolg blieb-große Teile des Herbar CRANTZ wurden während des Krieges vernichtet-wähle ich folgende Neuaufsammlung vom locus classicus zum Neotypus:

Neotypus: Austria inferior. In graminosis et pratis in luco Prater ad Vindobonam solo arenoso; 150 m; leg. HEIMERL. (Flora exsiccata Austro-Hungarica Nr. 512); (WU!).

Synonyme:

≡ *P. amara* L. subsp. *amarella* (CRANTZ) CHODAT, Bull. Soc. Bot. Genève 5: 160 (1889).

= *P. austriaca* CRANTZ, Stirp. Austr. ed. 2,2: 439 (1769).

Typus: In pratis sylvaticis udis circa Neostadium (BP †). Da der zitierte Typusbeleg im Herbar CRANTZ nicht mehr vorhanden ist, wähle ich die seiner Diagnose beigegebene Abbildung zum

Iconotypus: CRANTZ, Stirp. Austr. ed. 2,2: 439 (1769), fasc. 5, tab. 2, fig. 4.

≡ *P. amara* L. var. *austriaca* (CRANTZ) LAM. & DC., Fl. Fr. 3: 456 (1805).

≡ *P. amarella* CRANTZ subsp. *austriaca* (CRANTZ) JAVORKA, Magyar Fl.: 678 (1924).

= *P. uliginosa* REICHENB., Pl. Crit. 1: 23 (1823).

Typus: Moorwiesen bei Rückmarsdorf bei Leipzig, leg. MARTINI & KLETT. Da im Herbar REICHENBACH der genannte Beleg nicht mehr vorhanden ist, schlage ich die seiner Diagnose beigegebene Abbildung als Iconotypus vor.

Iconotypus: REICHENBACH, Pl. Crit. 1: 23 (1823), tab. 21, fig. 40. (incl. 41).



= *P. amara* L. var. *dissita* HAUSSKN., Mitt. Thür. Bot. Ver. 1: 35 (1892).

Typus: Saarbrücken, auf feuchten Heiden, leg. NAUNHEIM (JE).

= *P. brachypetala* WALLR., Linnaea 4: 616 (1840).

Typus: An Grasplätzen sonniger Vorberge des südlichen Harzes (JE).

Beschreibung: Pflanze ausdauernd; - Wurzel spindelig, dünn, mit wenigen feinen Seitenwurzeln, 3-6 cm lang, hellbraun; - Stengel meist zahlreich, aufsteigend oder aufrecht, bei Pflanzen feuchter Standorte stark verlängert und oberseits ästig verzweigt, 5-15 (30) cm hoch, schwach behaart, am Grund mit dichter Blattrosette, die bei Sumpfformen stark aufgelöst sein kann; - Rosettenblätter verkehrt-eiförmig bis spatelig, ganzrandig, 15-30 mm lang und 5-12 mm breit, mit keilförmigem Grund, oben abgerundet, etwa doppelt so lang wie die Stengelblätter; - Stengelblätter länglich verkehrt-eiförmig bis lineal-lanzettlich, zugespitzt, 10-20 (28) mm lang und 2-7 mm breit, mit der größten Breite im oberen Drittel, nach oben zu bisweilen deutlich an Größe zunehmend, alle Blätter mit gallig bitterem Geschmack; - Blütenstand traubig, vielblütig, zu Beginn der Anthese + dicht, später verlängert, 5-10 (15) cm lang, etwa die Hälfte der Stengellänge einnehmend; - Blüten violett-azurblau, kobaltblau, seltener purpurn oder weiß; - Blütenstiel 1,0-2,0 mm lang; - Tragblätter 1,0-1,5 (1,7) mm lang, eiförmig, zugespitzt, so lang oder kürzer als der Blütenstiel, früh abfallend; - Vorblätter 0,5-1,0 mm lang, etwa halb so lang wie der Blütenstiel; - Kelchblätter zur Blütezeit + anliegend, schmal, spitz, einnervig, 2,0-2,8 (3,0) mm lang, die Einschnürung am unteren Kronblatt um 20-35 % überragend und die Krista etwa 1/3 ihrer Länge überlappend; - Flügel elliptisch bis länglich-eiförmig, am Grund keilförmig verschmälert (Basiswinkel  $45-65^{\circ}$ ), vorne abgerundet, 3,0-4,8 (5,1) mm lang und 1,2-1,9 (2,2) mm breit, mit der größten Breite in der oberen Hälfte; - Flügel nervatur offen, selten mit einer Netzmasche, Mediannerv an der Spitze in 1-3 kurze Apikalnerven aufgespalten, jeder Lateralnerv mit 3-4 freien Ästen im Randbereich; - Krone 3,0-4,5 (4,8) mm lang, der röhrige Teil so lang wie der freie, mit undeutlich abgegliedertem Anhängsel, Kronblätter so lang wie die Flügel; - Krista wenig abstehend, mit 8-14 (16) schmalen Fransen, diese 1,0-1,8 (2,0) mm lang; - Griffel 0,8-1,3 mm lang, kürzer als der Fruchtknoten, Narbe etwa in der Mitte des Griffels ansitzend; - Kapsel verkehrt-



herzförmig bis rundlich, selten am Grund keilförmig, 3,0-4,5 mm lang und 2,5-4,3 mm breit, die Flügel deutlich schmaler als die Kapsel (FFB:KB=45-60 %) und etwa gleich lang oder wenig kürzer (FFL:KL=85-105 %), mit 0,2-0,4 mm breitem Hautrand;- Samen eiförmig, 1,5-2,1 mm lang und 0,8-1,1 mm breit, spärlich mit kurzen Borsten besetzt, Elaiosomlappen etwa von gleicher Größe, 0,3-0,6 mm lang, 20-30 % der Samenlänge erreichend.

Variabilität: *P. amarella* ist im Gegensatz zu den übrigen Sippen der *P. amara*-Gruppe durch eine besonders große ökologische Plastizität ausgezeichnet. Durch die Besiedelung sehr unterschiedlicher Standorte kommt es häufig zu Veränderungen im Erscheinungsbild. Dies betrifft insbesondere die Merkmale des vegetativen Bereiches, so etwa die Wuchshöhe, die Internodienlänge, die Dichte der Rosetten, die Größe der oberen Stengelblätter sowie die Ausbildung von Verzweigungen.

An sonnigen, trockenen Standorten findet man gewöhnlich Pflanzen mit überwiegend gedrungenem Habitus, meist zahlreichen Stengeln, die eine dichte Beblätterung aufweisen und kompakte Grundblatt-Rosetten besitzen. Die Blütentrauben sind vielblütig, dicht, die reifen Kapseln meist von rundlicher Form.

Bei Pflanzen, die an feuchten oder schattigen Standorten wachsen oder aber im hohen Gras stehen, beobachtet man häufig dünne, rutenförmige und + niederliegende Stengel, die im oberen Bereich ästig verzweigt sind und nicht selten eine Wuchshöhe bis zu 30 cm erreichen. Die Beblätterung dieser Formen ist sehr locker, die Grundblatt-Rosetten sind aufgelöst, mitunter kaum mehr erkennbar, während die Stengelblätter nach oben zu deutlich an Größe zunehmen. Aufgrund dieser habituellen Besonderheiten hat CRANTZ (1769) von seiner *P. amarella* eine weitere kleinblütige Sippe unterschieden, die er *P. austriaca* nannte. Dabei weist der Autor darauf hin, daß sich die beiden Sippen vor allem durch unterschiedliche ökologische Ansprüche unterscheiden. Erstere charakterisiert er mit "vulgatissima in pascuis siccis, in pratis", für letztere gibt er an "in pratis silvaticis udis".

Wie die Kulturversuche und Geländebeobachtungen zeigen, sind diese habituellen Unterschiede in starkem Maße von den Bedingungen am Standort modifikatorisch beeinflusbar. Die taxonomisch wichtigen Merkmale gleichen sich unter konstanten Bedingungen immer mehr einander an, so daß es unmöglich wird, die von CRANTZ geschiedenen Arten zu unterscheiden.



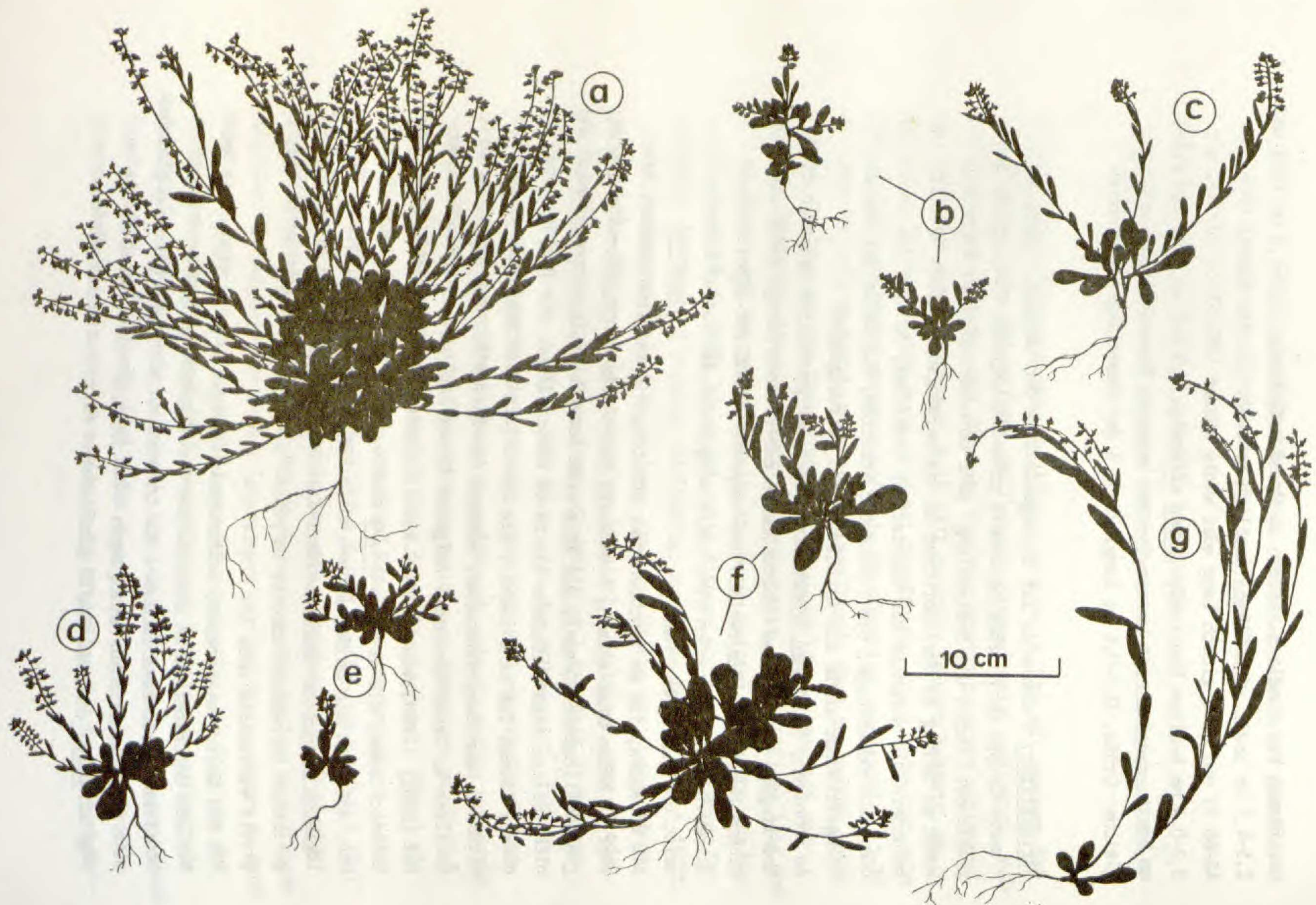


Abb. 39. Wuchsformen von *P. amarella*-Pflanzen, herbarisiert an verschiedenen Wildstandorten. a-Halbtrockenrasen. b-Flachmoor. c-Wiesenrand. d-Sonniger Hügel. e-Kurzrasige Bergwiese. f-Flußufer, im Sand. g-Sumpfwiese, im hohen Gras.



Auch im Blütenbereich lassen sich keine signifikanten Merkmalsunterschiede finden. In fast allen Fällen sind die Flügel etwa so lang wie die Kapsel und deutlich schmaler als diese. Die Kapselform wiederum hängt weitgehend vom Entwicklungszustand ab; so beobachtet man bei jüngeren Früchten eine + keilförmige Form, die mit zunehmender Reife eine rundliche Gestalt annimmt. Die von REICHENBACH (1823) aufgrund der keilförmigen Früchte als P. uliginosa beschriebene Art kann deshalb ebenso wie P. austriaca CRANTZ in die Synonymie der *P. amarella* CRANTZ verwiesen werden.

In Abb. 39. sind die Wuchsformen von Pflanzen dargestellt, die an verschiedenartigen Wildstandorten gesammelt wurden und im wesentlichen das ökologische Spektrum von *P. amarella* wiedergeben.

Verbreitung (Karte, Abb. 40.): Das ausgedehnte Areal von *P. amarella* erstreckt sich von Oberitalien über den nördlichen Teil der Balkanhalbinsel (Slowenien, Kroatien, Ungarische Tiefebene) bis zu den Südkarpaten und das angrenzende rumänische Tiefland (Walachei) und greift östlich über die mittellrussische Platte, den nordrussischen Landrücken bis zum Timanrücken aus. Die nördlichsten Vorkommen finden sich auf der Halbinsel Kola sowie vereinzelt in Lappland. Häufiger tritt die Art in Südschweden sowie im ostnorwegischen Bergland auf. Die westliche Arealgrenze verläuft von Mittel- und Südengland, über Teile der Normandie, das Pariser Becken und das Zentralmassiv bis Südfrankreich.

Standort: Planar, kollin bis montan (200-1600 m). Diese kalkstete Art findet sich bevorzugt in Sumpfwiesen, Quellfluren und Flachmooren, kommt aber auch an Bachläufen sowie im Ufersand von Flüssen vor. Häufig tritt sie auch in Kalk-Magerrasen, auf ausgetrockneten Moorheiden sowie an Wald- und Wegrändern auf. Vereinzelt kann man sie auch als Rohbodenpionier an offenen Standorten antreffen. Meist werden wechselfeuchte, kalkreiche Unterlagen besiedelt.





Abb. 40. Generalisierte Verbreitung von *P. amarella* (schraffierte Fläche); z.T. verändert nach MEUSEL, JÄGER, RAUSCHERT & WEINERT (1978) sowie HULTEN (1971). In der Karte sind auch die Areale von *P. amara* subsp. *amara* (schwarze Fläche) und *P. amara* subsp. *brachyptera* (Rasterdruck) eingezeichnet.

#### Karyologisch untersuchte Pflanzen

##### Frühere Zählungen:

- GLENDINNING (1960)  $2n=34$
- BJÖRSE (in LÖVE & LÖVE, 1961)  $2n=34$
- SORSA (1963)  $2n=ca. 34$
- FEARN (1975)  $2n=34$

##### Eigene Zählungen:



Deutschland

- Bayern: Miesbach, Schliersee, Tufittal; ca. 1000 m; 24.5.1980;  
leg.G.HEUBL; (P-4)..... 2n=34
- Wolfratshausen, Deining, zwischen Hornstein und Sachsenhausen;  
Riedwiese; 650 m; 25.5.1980; leg.G.HEUBL; (P-5)..... 2n=34
  - Penzberg, Nantesbusch, nahe Daser, Straßenböschung; ca. 580 m;  
25.5.1980; leg.G.HEUBL; (P-7)..... 2n=34
  - Kochelsee, 3 km vor Kochel, Abzweigung Brunnenbach; Riedwiese;  
ca. 600 m; 25.5.1980; leg.G.HEUBL; (P-8)..... 2n=34
  - Walchensee, an der Mautstraße nach Jachenau, ca. 5 km vor dem  
Ort; Bachufer; 25.5.1980; leg.G.HEUBL; (P-9)..... 2n=34
  - Bad Tölz, Gaißach, Hochmoor bei Mühl; ca. 650 m; 25.5.1980;  
leg.G.HEUBL; (P-10)..... 2n=34
  - Bad Tölz, Dietramszell, Obermühlthal, Sumpfwiese ca. 200 m  
westlich vom Weiher; ca. 600 m, 25.5.1980; leg.G.HEUBL;  
(P-11)..... 2n=34
  - Bad Tölz, Sachsenkam, Kirchseefilze, beim Neuweiher; ca. 650 m;  
26.5.1980; leg.G.HEUBL, (P-12)..... 2n=34
  - Starnberg, Erling, Andechs, östl. des Naturschutzgebietes  
Mesmerbichl; ca. 700 m; 26.5.1980; leg.E.ALBERTSHOFER; (P-13)  
..... 2n=34
  - Tegernsee, Scharling, Weg zum Hirschberg; ca. 800 m;  
24.5.1980; leg.E.ALBERTSHOFER; (P-14)..... 2n=34
  - München, Grünwald, Trockenrasen beim Brückenwirt; ca. 550 m;  
31.5.1980; leg. G.HEUBL; (P-16)..... 2n=34
  - Starnberg, zwischen Magnetsried und Seeshaupt, Sumpfwiese  
kurz vor der Eisenbahnunterführung; ca. 600 m; 5.6.1980;  
leg. G.HEUBL; (P-34)..... 2n=34
  - Holzkirchen, Kreuzstraße, Grub, Böschungen des Mangfalltales,  
bei der Fischzucht; ca. 560 m; 7.6.1980; leg. G.HEUBL;  
(P-36)..... 2n=34



- Bayern: Lenggries, Brauneck, Höhenweg zur Benediktenwand; ca. 1600 m;  
6.7.1980; leg. E.ALBERTSHOFER; (P-105)..... 2n=34
- Tegernsee, Rottach-Egern, am Fuße des Wallberges, Umgebung  
der Seilbahnstation; ca. 700 m; 20.7.1980; leg.G.HEUBL;(P-114)  
..... 2n=34
- Garmisch-Partenkirchen, Eibsee, an der Zahnradbahn kurz vor  
dem See; quelliger Hang; ca. 750 m; leg. G.HEUBL;(P-122)  
..... 2n=34
- Weilheim, Auffahrt zum Hohenpeißenberg; Halbtrockenrasen;  
ca. 900 m; 31.8.1980; leg. G.HEUBL; (P-172)..... 2n=34
- Garmisch-Partenkirchen, Eibsee, an der Zahnradbahn kurz vor  
dem See; quelliger Hang; ca. 750 m; 2.8.1980; leg.G.HEUBL;  
(P-132)..... 2n=34
- Dießen am Ammersee, Weg in Richtung St. Georgen; ca. 580 m;  
25.4.1981; leg. G.HEUBL; (P-192)..... 2n=34
- Übersee a. Chiemsee, Uferpromenade ; im Sand; ca.520 m;  
9.5.1981; leg. G.HEUBL; (P-196)..... 2n=34
- Inzell, Weg zum Frillensee, an der Abzweigung nach Breitmoos;  
ca.680 m; 3.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-232)..... 2n=34
- Berchtesgaden, bei der Mautstelle der Roßfeldstraße; ca. 1100 m;  
3.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-236)..... 2n=34
- Glonn, zwischen Steinsee und Doblberg; ca.530 m; 1.6.1980;  
leg.G.HEUBL; (P-19)..... 2n=34
- Rosenheim, Rott am Inn, Hart, Wiese über dem Ort; ca. 480 m;  
1.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-22)..... 2n=34
- Miesbach, Fischbachau, von Birkenstein zur Kesselalm;  
ca. 1000 m; 1.6.1980; leg. E.ALBERTSHOFER; (P-26)..... 2n=34
- München, Allacher Lohe, Waldlichtung; ca. 500 m; 2.6.1980;  
leg.G.HEUBL; (P-27)..... 2n=34
- Starnberg, Maisinger See, Rundweg nordöstl. des Parkplatzes;  
ca.640 m; 5.6.1980; leg. G.HEUBL; (P-29)..... 2n=34



- Bayern: Bad Tölz, Arzbach, Längental am Fuße des Brauneck, Umgebung Enzianhütte; ca. 1100 m; 20.6.1980; leg. E.ALBERTSHOFER; (P-100)..... 2n=34
- Rosenheim, Chiemgauer Berge, Aufstieg von den Hochalmen zur Hochries, bei der Riesenhütte; ca. 1300 m; 27.6.1980; leg. E.ALBERTSHOFER; (P-102)..... 2n=34
  - Neuburg a.D., Ortlfing vor Burgheim; Trockenrasen; ca. 400 m; 15.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-42)..... 2n=34
  - Wemding, Fränkische Alb, bei Fünfstetten, an der Abzweigung Biberhof; steinige Wiese; ca. 450 m; 15.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-46)..... 2n=34
  - Hiltpoltstein, an der Abzweigung nach Roth-Eichelburg; Sumpfwiese; ca. 420 m; 16.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-49)..... 2n=34
  - Bayreuth, 1 km vor Schnabelwaid, Sumpfwiese; ca. 560 m; 16.6.1980; leg. G.HEUBL; (P-51)..... 2n=34

- Baden-Württemberg: Vaihingen a.d.Enz, zwischen Nußdorf und Mönsheim, 2 km nach Iptingen; Trockenrasen; ca. 480 m; 22.6.1980; leg. G.HEUBL; (P-67)..... 2n=34
- Spaichingen, an der Straße zwischen Gosheim und Egesheim; steiniger Hang; ca. 700 m; 25.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-80)..... 2n=34
  - Spaichingen, Gebiet des großen Heuberg, Nusplingen, an der oberen Bära; Bachufer; ca.750 m; 26.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-81)..... 2n=34
  - Balingen, Tieringen, am Hörnle und Lochenstein; ca. 950 m; 26.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-82)..... 2n=34
  - Burladingen, Bahnböschung ca. 3 km vor dem Ort; ca. 800 m; 26.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-85)..... 2n=34
  - Friedrichshafen a.Bodensee, zwischen Markdorf und Meckenbeuren, am Ortsausgang Oberteuringen; Sumpfwiese; ca. 400 m; 27.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-89)..... 2n=34



Österreich

- Tirol: Kufstein, Zahmer Kaiser, bei der Böden Alm und unterhalb der Hütte vor der Kaiserfeld-Alm; ca. 1200 m; 17.5.1980; leg.E.ALBERTSHOFER; (P-2).....2n=34
- Lechtal, am Lechufer zwischen Hägerau und Holzgau; ca. 900 m; 28.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-96).....2n=34
- Reutte, kurz vor dem Grenzübergang bei Musau; ca. 800 m; 28.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-98).....2n=34
- Achensee, am Achenbach kurz vor Achenkirch; ca. 850 m; 12.7.1980; leg.G.HEUBL; (P-109).....2n=34
- Innsbruck, Absam, am Weg zur Thaurer-Alm, Bachufer; ca. 650 m; 31.7.1980; leg.G.HEUBL; (P-127).....2n=34
- Seefeld, an der Paßstraße von Seefeld nach Mösern, am Rand eines Kiefernwaldes; ca. 900 m; 6.9.1980; leg.G.HEUBL; (P-175).....2n=34
- Vorarlberg: Bludenz, am Aflenzbach bei Braz, kurz vor der Einfahrt zur Schnellstraße; Kiesbänke; ca. 580 m; 28.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-593).....2n=34
- Arlberg, zwischen Warth und Lechleiten; ca. 1400 m; 28.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-95).....2n=34
- Salzburger Land: Golling, Bluntautal, am Bachufer; ca. 550 m; 4.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-239).....2n=34
- Werfen, am Weg zur Häusl-Alm; ca. 650 m; 4.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-240).....2n=34
- Hochköniggebiet, von Mühlbach zum Hochkeilhaus; ca. 1500 m; 4.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-243).....2n=34
- Altenmarkt im Pongau, Auffahrt zum Zauchensee; ca. 1000 m; 4.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-244).....2n=34
- Attersee, von Weyregg zur Klausstube am Richtberg; ca. 800 m; 6.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-257).....2n=34



## Österreich

Steiermark: Gröbming, Stoderzinken-Mautstraße; ca. 900 m; 5.6.1981;  
leg.G.HEUBL; (P-246).....2n=34

- Wörschach, Weg zum Spechtensee, Halbtrockenrasen; ca. 750 m;  
5.6.1981; leg.G.HEUBL, (P-249).....2n=34
- Liezen, Auffahrt zum Phyrnpaß; ca. 800 m; 5.6.1981; leg.  
G.HEUBL; (P-252).....2n=34
- Schöcklgebiet, an der Straße zwischen Passail und Semriach;  
ca. 1100 m; 11.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-290).....2n=34

Oberösterreich: An der Straße von Ried nach Wels, bei Regnersdorf;  
Sumpfwiese; ca. 400 m; 6.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-259)2n=34

Niederösterreich: Ötscherland, Lunz, Straße nach Lackenhof; Wald-  
rand; ca. 1200 m; 8.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-265).....2n=34

- Zwischen Traisen und Mainburg, Plambachecker Höhe; ca. 600 m;  
8.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-272).....2n=34
- Wien, Auffahrt zum Bisamberg; ca. 160 m; 9.6.1981; leg.  
G.HEUBL; (P-275).....2n=34
- Semmering, Breitensteinklamm, feuchte Wiese in Bachnähe; ca. 1100 m;  
11.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-283).....2n=34
- Zwischen Hainfeld und Laaben; Klammhöhe nahe Wienhof; ca. 620 m;  
10.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-280).....2n=34

Kärnten: Zwischen Völkermarkt und Bleiburg, kurz vor Mittlern; am Rand  
eines Kiefernwaldes; ca. 460 m; 12.6.1981, leg.G.HEUBL;  
(P-301).....2n=34

- Hermagor, Auffahrt zum Naßfeldpaß; ca. 1100 m; 12.6.1981;  
leg.G.HEUBL; (P-312).....2n=34

Schweiz, Bern: Biel, St.Petersinsel im Bieler-See; Sumpfwiese; ca. 430 m;  
2.6.1980; leg.M.BOLLIGER; (P-40).....2n=34



Italien

- Südtirol: Dolomiten, Rosengartengruppe; Umgebung der Hanickerschweige;  
ca. 1500 m; 29.7.1980; leg G.HEUBL; (P-140)..... 2n=34
- Dolomiten, zwischen Deutschenhofen und Birchabruck; ca.1300 m;  
29.5.1981; leg.G.HEUBL; (P-230)..... 2n=34
- Dolomiten, Seiser-Alm, am Weg vom Sporthotel zum Schlern;  
ca. 1470 m; 8.9.1980; leg.G.HEUBL (P-178)..... 2n=34
- Pustertal, zwischen Toblach und Niederdorf; ca. 1200 m;  
12.6.1981; leg. G.HEUBL; (P-313)..... 2n=34
- Zwischen Paneveggio und Bellamonte; Riedwiese; ca. 1400 m;  
26.5.1981; leg.G.HEUBL; (P-224)..... 2n=34

- Trient: Zwischen Storo und Ledrosee, kurz vor der Abzweigung zum  
Passo Tremalzo; Bachufer; ca. 700 m; 22.5.1981; leg.G.HEUBL;  
(P-205)..... 2n=34
- Zwischen Fonzaso und Imer, hinter dem Passo Gobbers, am  
Straßenrand; ca. 680 m; 24.5.1981; leg.G.HEUBL; (P-222)  
..... 2n=34

Schweden

- Öland: Högsrum, Karum-Alvar, in der Umgebung von Noahs Arche;  
31.5.1982; leg. K.P.BUTTLER (★)..... 2n=34

UDSSR

- Kaluga: Trans fluv. Oka contra urbem pratum subhumidum; 26.6.1976;  
leg.A.K.SKVORTSOV; (★)..... 2n=34



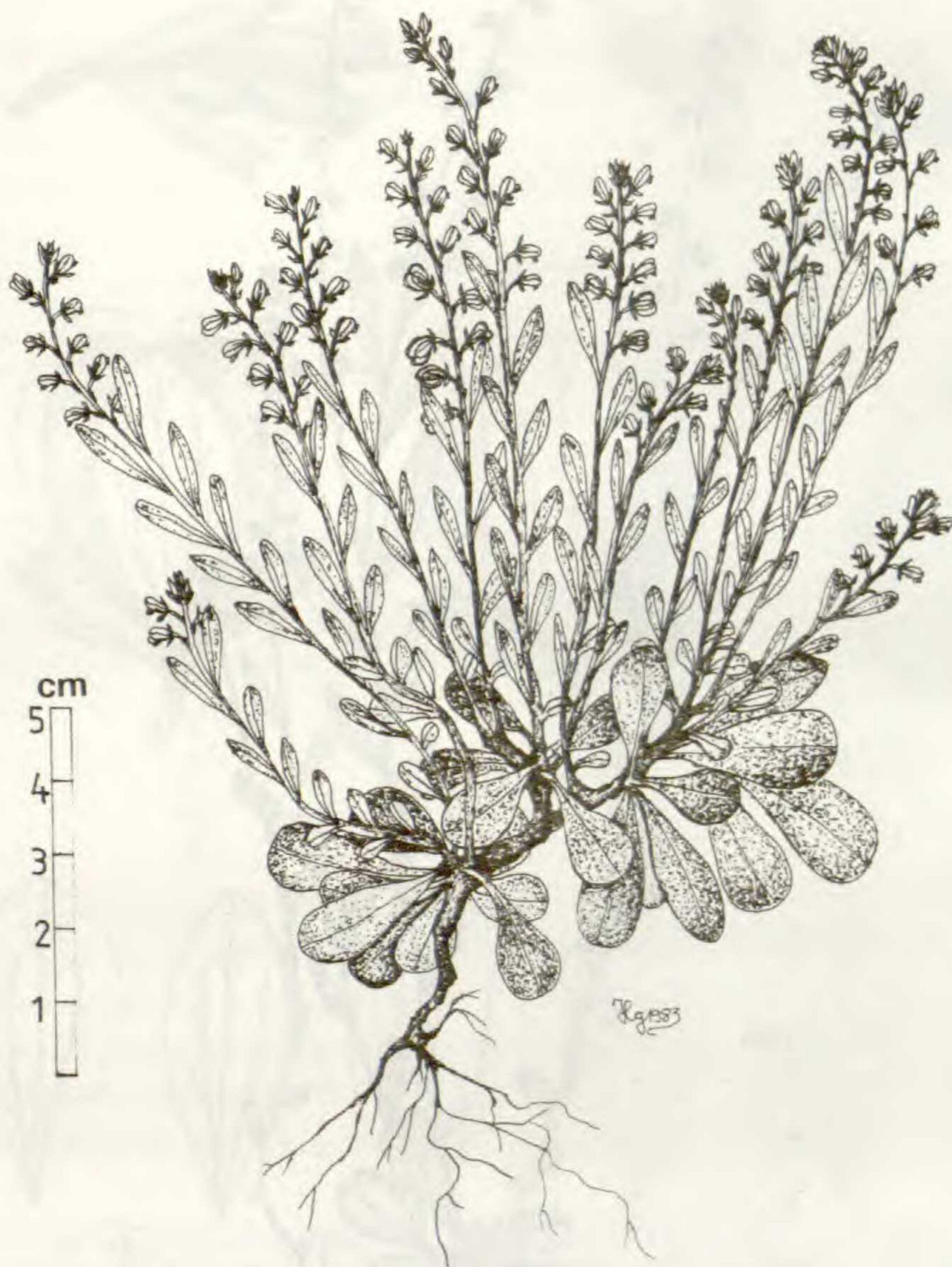


Abb. 41. *Polygala amarella* - typische Form.





Abb. 42. *Polygala amarella* Var. 1 - "austriaca".



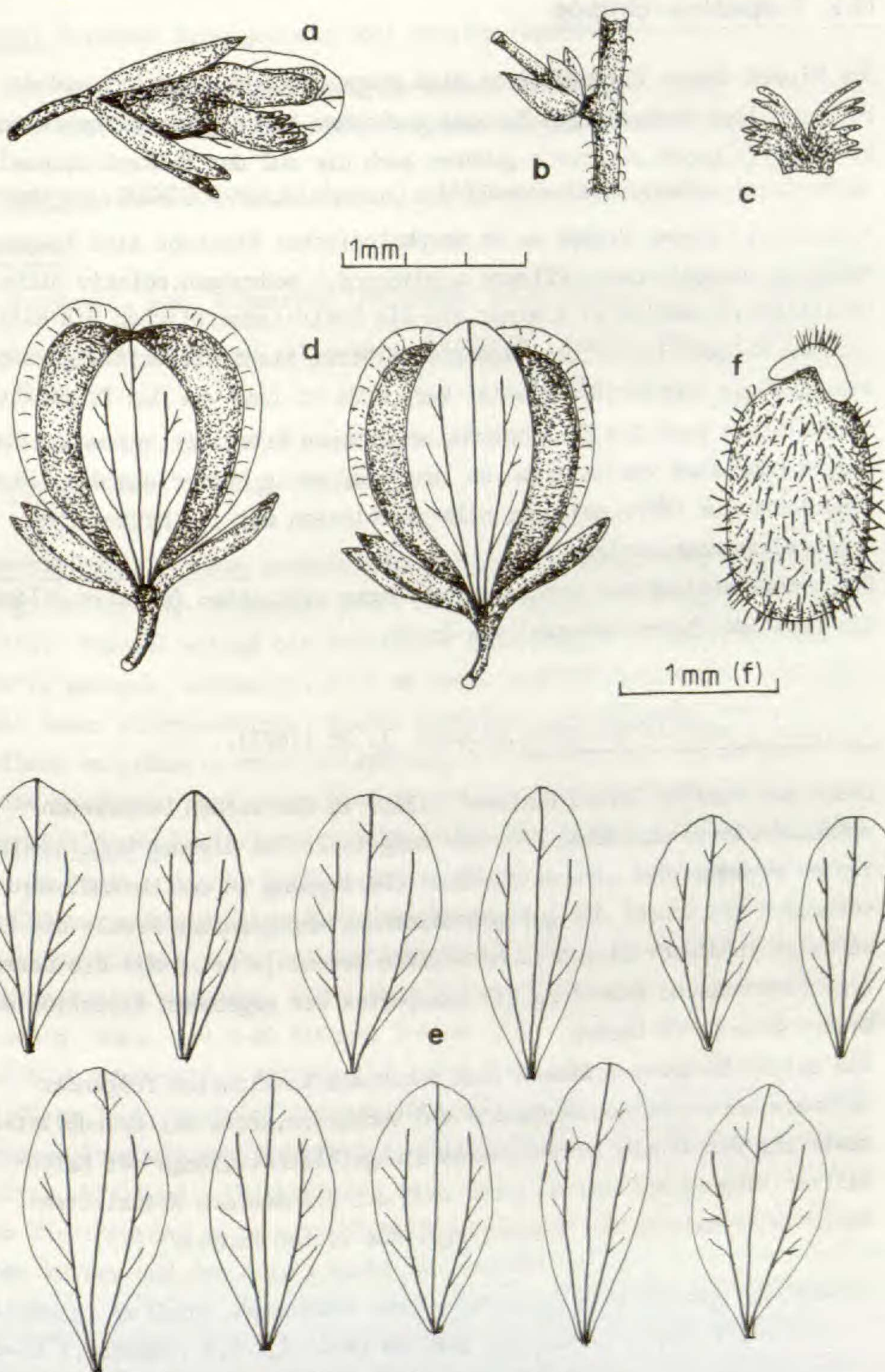


Abb. 43. *Polygala amarella*. a-Blüte, Seitenansicht. b-Tragblatt, Vorblätter, Blütenstiel. c-Kronblattanhängsel. d-Kapsel. e-Flügel. f-Samen.



## 14.2. P. alpestris-Gruppe

Die Sippen dieses Formenkreises sind ausgesprochene Oreophyten, die in fast allen Hochgebirgen Europas vorkommen. Neben der weitverbreiteten *P. alpestris* subsp. *alpestris* gehören auch die auf der Balkanhalbinsel verbreitete subsp. *croatica* sowie die apenninischen *P. carueliana* und *P. angelisii* dieser Gruppe an. In morphologischer Hinsicht sind folgende Merkmale kennzeichnend: Pflanze ausdauernd, + gedrunken, relativ dicht beblättert; Grundblätter kleiner als die breit-lanzettlichen bis elliptischen Stengelblätter; ohne Rosetten; Blätter nicht bitter; Blütenstand vielblütig, + kompakt; Blütenstiel kurz, etwa so lang wie das Tragblatt; Kelchblätter kurz, die Einschnürung am unteren Kronblatt nur wenig überragend oder aber kürzer; Krone so lang oder wenig kürzer als die Flügel; Flügelnervatur offen, seltener halb-geschlossen mit 1-4 Netzmaschen; Anhängselfransen wenige.

Die bisher ermittelten zytologischen Daten erbrachten für alle Pflanzen die diploide Chromosomenzahl von  $2n=34$ .

*Polygala alpestris* REICHENB., Pl. Crit. 1: 25 (1823).

Diese Art wird in "Flora Europaea" (1968) in die beiden Unterarten subsp. *alpestris* und subsp. *croatica* aufgeteilt. Die eigenen Untersuchungen lassen erkennen, daß eine weitgehende Überlappung in den Merkmalsamplituden vorhanden ist. Obwohl die gut gegeneinander abgegrenzten Areale die Eigenständigkeit dieser Sippen nachdrücklich betonen, scheint mir die derzeitige taxonomische Bewertung als Subspezies der gegebenen Situation am besten gerecht zu werden.

Die beiden Unterarten lassen sich durch die Kombination folgender Merkmale unterscheiden: Wuchshöhe und Wuchsform; Größe der Grundblätter, sowie ihr Verhältnis zu den oberen Stengelblättern; Länge der Kelchblätter; Flügelgröße und Nervatur; Zahl der Fransen des Kronblattanhängsels; Verhältnis der Fruchtflügel zur reifen Kapsel.



Polygala alpestris REICHENB. subsp. alpestris

Typus: Zwischen Alpengestein über Bex; leg. CHARPENTIER.

Da der oben zitierte Typusbeleg im Herbar REICHENBACH nicht mehr vorhanden ist, wähle ich die seiner Diagnose beigelegte Abbildung zum

Iconotypus: REICHENBACH, Pl. Crit. 1 (1823), tab. 23., fig. 45.

Synonyme:

≡ *P. amara* L. var. *alpestris* (REICHENB.) KOCH, Syn. ed. 1: 92 (1837).

≡ *P. vulgaris* L. subsp. *alpestris* (REICHENB.) ROUY & FOUC., Fl. Fr. 3: 73 (1896).

= *P. microcarpa* GAUDIN, Fl. helv. 4: 445 (1829).

Typus: Circa Bex, leg. THOMAS (LAU).

Beschreibung: Pflanze ausdauernd; - Wurzel spindelig, wenig verdickt, 2-6 cm lang, hellbraun; - Stämmchen dünn, niederliegend, verzweigt, wenig verholzt; - Stengel wenige bis zahlreich, aufsteigend bis aufrecht, dünn, häufig gebogen, verzweigt, 5-15 cm hoch, spärlich behaart; - Grundblätter häufig gebogen, verzweigt, 5-15 cm hoch, spärlich behaart; - Grundblätter fast immer schuppenförmig, klein, rundlich, die folgenden Blätter auffallend vergrößert, breit-elliptisch, 4-6 mm lang und 3-6 mm breit, teilweise genähert, aber stets kleiner als die obersten Stengelblätter; - Stengelblätter breit-lanzettlich, spitz, ganzrandig, 8-20 mm lang und 2-6 mm breit, mit der größten Breite in der Mitte, nach oben zu deutlich an Größe zunehmend, bisweilen doppelt so lang wie die Grundblätter, die obersten Blätter sich fast dachziegelartig überdeckend, den Grund des Blütenstandes umgebend, stets ohne bitteren Geschmack; - Blütenstand traubig, kurz, mit 5-20 Blüten, 2-4 cm lang; - Blüten dunkelblau, seltener hellblau oder weiß; - Blütenstiel 1,0-2,0 mm lang; - Tragblätter 1,2-1,8 (2,0) mm lang, breit-elliptisch, länger als die beiden Vorblätter und etwa so lang wie der Blütenstiel; - Vorblätter 0,9-1,5 mm lang, frühzeitig abfallend; - Kelchblätter kaum abstehend, 2,2-3,0 (3,2) mm lang, die Einschnürung am unteren Kronblatt höchstens 10 % überragend oder aber kürzer und die Krista nicht überlappend; - Flügel oval bis verkehrt-eiförmig, am Grund abgerundet oder kurzkeilig verschmälert (Basiswinkel 45-70°), stumpf, 3,5-5,5 (5,8) mm lang und 2,0-3,2 (3,5) mm breit; - Flügelnervatur offen, seltener halb-geschlossen, mit 1-2 Netzmaschen,



Mediannerv ab der Mitte in 1-4 Apikalnerven verzweigt, jeder Lateralnerv mit 3-6 freien Ästen im Randbereich;- Krone 3,8-6,0 (6,2) mm lang, der röhrlige Teil wenig kürzer als der freie, mit undeutlich abgegliedertem Anhängsel, die Flügel wenig überragend;- Krista gerade nach vorne ausgerichtet, mit 8-16 (18) schmalen Fransen, diese 1,8-2,6 mm lang;- Griffel 0,8-1,3 mm lang, etwa so lang wie der Fruchtknoten;- Kapsel verkehrt-herzförmig, sitzend, am Grund abgerundet, 3,5-4,5 mm lang und 3,0-4,0 (4,3) mm breit, die Flügel fast so breit wie die Kapsel oder wenig schmaler (FFB:KB=65-85 %) und etwa so lang wie diese (FFL:KL=95-120 %), schmal geflügelt, mit 0,2-0,3 mm breitem Hautrand;- Samen länglich-eiförmig, 2,0-2,5 mm lang und 1,0-1,2 mm breit, nur spärlich mit Langborsten besetzt, Elaiosomlappen ungleich lang, der Rückenlappen kurz, anliegend, die beiden Seitenlappen 0,6-1,0 mm lang und 30-45 % der Samenlänge erreichend.

Variabilität: Bemerkenswerte Abänderungen betreffen im vegetativen Bereich vor allem die Dichte der Beblätterung sowie die Wuchsform, während an den Blüten insbesondere die Form der Flügel einer stärkeren Variabilität unterliegt. So findet man neben fast kreisrunden Flügeln auch solche, die eine elliptische Gestalt aufweisen. Hinsichtlich der Wuchsform können als Modifikationen an schattigen Stellen Pflanzen mit niederliegenden bis aufsteigenden Stengeln, gestreckten Internodien und stärker verzweigten Seitenachsen auftreten. Häufig sind bei diesen Individuen die unteren Stengelblätter klein und fast kreisrund. Auch die Dichte der Blattverteilung am Stengel unterliegt gewissen Schwankungen. Vereinzelt können die unteren Blätter fast rosettenartig genähert sein, häufiger nimmt ihre Dichte aber erst in der Stengelmittle oder aber im Blütenbereich zu.

Verbreitung (Karte, Abb. 50.): Das Areal von *P.alpestris* subsp.*alpestris* erstreckt sich von den Meeralpen nordwärts bis zum Schweizer Jura, greift ostwärts über die Zentral- und Nordalpen bis zum Alpenostrand aus und schließt auch das Gebiet Süd- und Osttirols ein. Teilareale finden sich ebenso in den Pyrenäen und in den Karpaten.

Standort: Alpin bis subalpin, seltener auch montan (1100-2700 m). In der subalpinen Stufe bevorzugt auf kurzrasigen Matten, häufig auch in Felsfluren sowie in mageren, sonnigen Steinrasen; seltener in lichten Kiefernwäldern. Meistens auf frischen, kalkreichen Substraten.



## Karyologisch untersuchte Pflanzen

### Frühere Zählungen:

Schweiz: GLENDINNING (1960)  $2n=ca.34$ .

### Eigene Zählungen:

#### Deutschland

Bayern: Karwendelgebirge, Vorderriß, Scharfreiter; ca. 2000 m;

9.7.1983; leg. G.HEUBL; (P-450).....  $2n=34$

- Lenggries, Brauneck, Latschenkopfhütte, beim Idealhang;  
ca.1550 m; 20.6.1982; leg. E.ALBERTSHOFER; (P-320).....  $2n=34$

- Tegernseer Berge, Wallberg, Hänge westl. der Bergstation;  
ca. 1700 m; 17.6.1982; leg. G.HEUBL; (P-319).....  $2n=34$

- Walchenseegebiet, südlich der Heimgartenhütte; ca. 1400 m;  
6.7.1982; leg. E.ALBERTSHOFER; (P-330).....  $2n=34$

- Ammergebirge, oberhalb der Brunnenkopfhäuser; ca. 1700 m;  
5.7.1982; leg. E.ALBERTSHOFER; (P-329).....  $2n=34$

- Oberaudorf, Weg vom Brunnstein zum Großen Traithen; ca.1600 m;  
4.7.1981; leg. G.HEUBL; (P-235).....  $2n=34$

- Immenstadt im Allgäu, Weg vom Stuiben zum Mittagberg; ca.1700 m;  
20.7.1981; leg. G.HEUBL; (P-244).....  $2n=34$

- Lenggries, Karwendelgebirge, von der Engalm zur Falkenhütte;  
ca. 2000 m; 10.7.1983; leg. G.HEUBL; (P-381).....  $2n=34$

#### Österreich

Tirol: Reutte, vom Hahnenkamm zur Schneidspitze; ca. 1820 m; 13.7.1982;  
leg. E.ALBERTSHOFER; (P-331).....  $2n=34$

- Seefeld, Aufstieg zur Seefelderspitze; ca. 2100 m; 26.6.1983;  
leg. E.ALBERTSHOFER; (P-425).....  $2n=34$

- Innsbruck, Matri, Aufstieg zum Blaser; ca. 2200 m; 3.7.1983;  
leg. E.ALBERTSHOFER; (P-431).....  $2n=34$

- Achenseegebiet, von der Bergstation zur Rofanspitze; ca. 2000 m;  
28.8.1983; leg. G.HEUBL; (P-465).....  $2n=34$

- Tuxer Voralpen, Zillertaler Höhenstraße, Auffahrt zur Hirsch-  
bichlalm; ca. 1600 m; 13.7.1980; leg. E.ALBERTSHOFER (P-111)  
.....  $2n=34$



- Kärnten: Hermagor, Windische Höhe; ca. 1500 m; 25.6.1983;  
leg.E.ALBERTSHOFER; (P-424)..... 2n=34
- Hermagor, Eggeralm-Gebiet; ca. 1600 m; 12.6.1981;  
leg.G.HEUBL; (P-316)..... 2n=34
  - Ferlach, Loiblpaß, Auffahrt zum Bodenbauer; ca. 1500 m;  
13.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-307)..... 2n=34
  - Plöckenpaß, bei der oberen Valentins-Alm; ca. 1900 m;  
19.6.1981; leg.E.ALBERTSHOFER; (P-309)..... 2n=34

Italien

- Südtirol: Dolomiten, Marmolata-Gruppe, Aufstieg vom Paß Contrin zum  
Collaz; 2400 m; 14.8.1983; leg.G.HEUBL; (P-461)..... 2n=34
- Dolomiten, Schlerngruppe, von der Tschafon-Hütte in Richtung  
Völsegg-Spitze; ca.1750 m; 26.8.1983; leg.G.HEUBL; (P-465)  
..... 2n=34
  - Dolomiten, Sellagruppe, Grödnerjoch; ca. 2100 m; 24.8.1983;  
leg.G.HEUBL; (P-464)..... 2n=34
  - Dolomiten, Brixen, Weg vom Würz-Joch zum Peitlerkofel;  
ca.2100 m; 28.8.1983; leg.G.HEUBL; (P-466)..... 2n=34
  - Dolomiten, Pala-Gruppe, von Alba zum Rif. Contrin; ca. 1800 m;  
10.8.1983; leg.G.HEUBL; (P-460)..... 2n=34
  - Dolomiten, Rosengarten-Gruppe, Hanickerschwaige und Umgebung  
Paolina-Hütte; ca. 2100 m; 6.8.1983; leg.G.HEUBL; (P-459)  
..... 2n=34
  - Dolomiten, von San Martino di Castrozza zum Rolle-Paß;  
ca. 1900 m; 10.8.1983; leg.G.HEUBL; (P-461)..... 2n=34
  - Ultental, kurz vor St.Gertraud, Bachufer; ca.1500 m;  
11.9.1980; leg.G.HEUBL; (P-184)..... 2n=34
  - Ortlergebiet, Umgebung von Suldén; ca. 1900 m; 5.8.1981;  
leg. G.HEUBL; (P-330)..... 2n=34
  - Bozen, Auffahrt zum Rittener-Horn; ca. 1750 m; 9.8.1980;  
leg.G.HEUBL; (P-181)..... 2n=34





Hg 1983

Abb. 44. *Polygala alpestris* subsp. *alpestris*



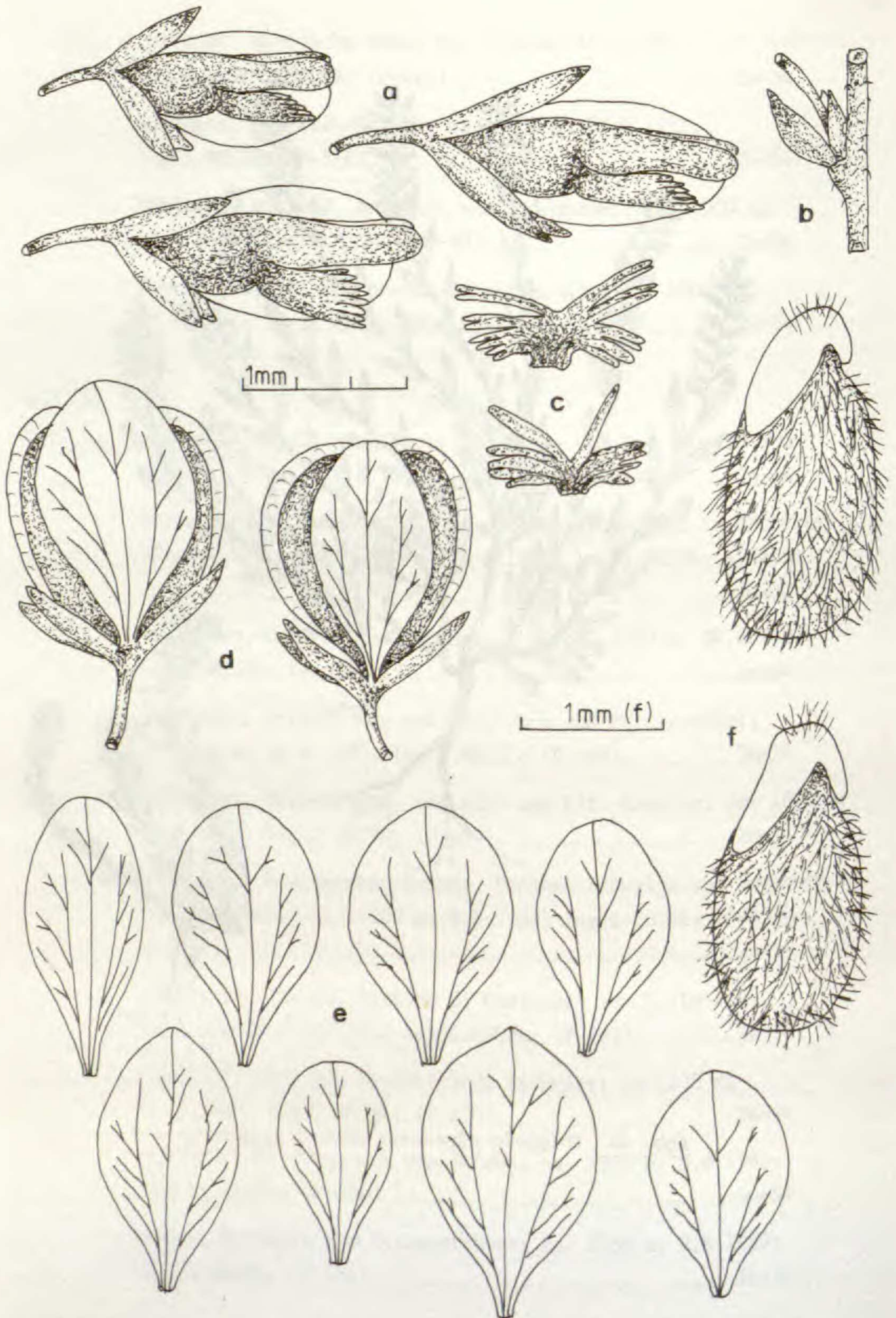


Abb. 45. *Polygala alpestris* subsp. *alpestris*. a-Blüte, Seitenansicht. b-Tragblatt, Vorblätter, Blütenstiel. c-Kronblattanhängsel. d-Kapsel. e-Flügel. f-Samen.



Polygala alpestris REICHENB. subsp. croatica (CHODAT) HAYEK, Prodr.  
Fl. Penins. Balc. 1: 597 (1925).

Basionym: Polygala croatica CHODAT, Mem. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève 31: 468 (1893).

Typus: In Croatia, Klek ad Ogulin; 5.7.1876; leg. BORBAS; (aus dem  
Herbarium Archiepiscopi Dr. L. Haynald); (M!).

Synonyme:

≡ P. calcarea SCHULTZ var. croatica (CHODAT) BECK, Ann. Naturh. Mus. 10:  
193 (1895).

= P. vulgaris L. var. pyxophylla AVE-LALL., Pl. Ital. bor.: 16 (1829).

Typus: Habitat in alpibus Vochinensis. Da über den Verbleib des  
Herbar AVE-LALLEMANT Ungewißheit besteht (nach STAFLEU p. 82 LE?)  
schlage ich die, von AVE-LALLEMANT der Diagnose beigegebene Abbil-  
dung, als Iconotypus vor.

Iconotypus: AVE-LALLEMANT, Pl. Ital. bor.: 16 (1829), fig. 21.

≡ P. pyxophylla (AVE-LALL.) REICHENB., Fl. germ. excurs. 1, 3: 350 (1831).

≡ P. calcarea SCHULTZ var. pyxophylla (AVE-LALL.) BECK, Ann. Naturh.  
Mus. 10: 193 (1895).

= P. multicaulis KIT., Linnaea 32: 553 (1863).

Typus: Habitat in silvis Croatiae, ad viam Carolinam, leg.  
KITAIBEL (M!).

= P. rossiana BORBAS, Österr. Bot. Zeitschr. 44: 428 (1894).

Typus: Klek bei Ogulin, leg. BORBAS (BP).



Beschreibung: Pflanze ausdauernd, am Grund + verholzt; - Wurzel kräftig, 3-9 cm lang, hellbraun, mit verdicktem Wurzelkopf; - Stengel wenige bis zahlreiche, niederliegend bis aufsteigend, + ästig, dünn, 5-25 cm hoch, spärlich behaart, teilweise mit sterilen Trieben; - Grundblätter verkehrt-eiförmig oder breit-elliptisch, 5-15 mm lang und 3-8 mm breit, oft vergrößert, mitunter rosettenartig gedrängt, fast so groß wie die Stengelblätter; - Stengelblätter breit-elliptisch oder verkehrt-eiförmig, + stumpf, ganzrandig, 10-20 mm lang und 3-6 mm breit, locker stehend, nach oben zu kaum an Größe zunehmend, ohne bitterem Geschmack; - Blütenstand traubig, + locker, arnblütig, 3-6 cm lang; - Blüten azurblau oder hellblau; - Tragblätter 1,5-2,4 (2,6) mm lang, länglich-eiförmig, länger als die beiden Vorblätter und etwa so lang wie der Blütenstiel oder wenig länger; - Vorblätter 0,9-1,6 mm lang, früh abfallend; - Kelchblätter wenig abstehend, 2,5-3,5 (3,8) mm lang, die Einschnürung am untern Kronblatt nur wenig überragend oder gleichlang und die Krista kaum überlappend; - Flügel breit-elliptisch bis verkehrt-eiförmig, stumpf, am Grund schwach genagelt (Basiswinkel  $45-70^{\circ}$ ), 5,0-7,0 (7,5) mm lang und (2,2) 2,5-3,8 (4,1) mm breit; - Flügelnervatur offen, häufiger halbgeschlossen, mit 1-4 Netzmaschen, Mediannerv ab der Mitte verzweigt, meist durch Anastomosen mit den Lateralnerven verbunden und 1-2 Medianfelder bildend, Lateralnerv im Randbereich mit 6-15 freien Ästen, in Basisnähe teilweise 1-2 Lateralfelder umschließend; - Krone (5,0) 5,3-6,5 mm lang, der röhriige Teil + aufgeblasen, etwa so lang wie der freie, mit deutlich abgeglieder-tem Anhängsel, so lang wie die Flügel oder wenig kürzer; - Krista schräg abstehend, mit 16-30 Fransen, diese 2,4-3,0 mm lang, etwa die Länge der Krone erreichend; - Griffel 1,0-1,5 mm lang, so lang wie der Fruchtknoten; - Kapsel verkehrt-herzförmig bis rundlich, kurz gestielt, 4,5-5,5 mm lang und 3,5-4,3 (4,5) mm breit, die Flügel fast so breit wie die Kapsel (FFB:KB=70-90 %) und deutlich länger (FFL:KL=110-135 %), schmal geflügelt, mit 0,2-0,4 mm breitem Hautrand; - Samen eiförmig, 2,2-2,7 mm lang und 1,1-1,3 mm breit, nur mit wenigen Langborsten besetzt, Elaiosomlappen ungleich, die beiden Seitenlappen 0,6-1,1 mm lang und 30-45 % der Samenlänge einnehmend.



Variabilität: Ebenso wie bei *P.alpestris* subsp.*alpestris* lassen sich wesentliche Abänderungen vorwiegend im vegetativen Bereich feststellen. Die bisweilen vergrößerten und locker angeordneten Grundblätter sowie die häufig niederliegenden, dünnen Stengel haben nicht selten zu Verwechslungen mit *P.calcareo* geführt.

Verbreitung: Das Areal von *P.alpestris* subsp. *croatica* erstreckt sich von den Bergen Sloweniens (Triglav, Krainer Schneeberg) und Istriens (Monte Maggiore) über den Velebit, die Gebirge Dalmatiens bis nach Montenegro und erfaßt im Süden auch noch das albanische Gebiet. Gut belegt ist die Sippe aus den Gebirgen Bosniens (Jahorina, Bjelašnica, Vlašić) sowie der Herzegowina.

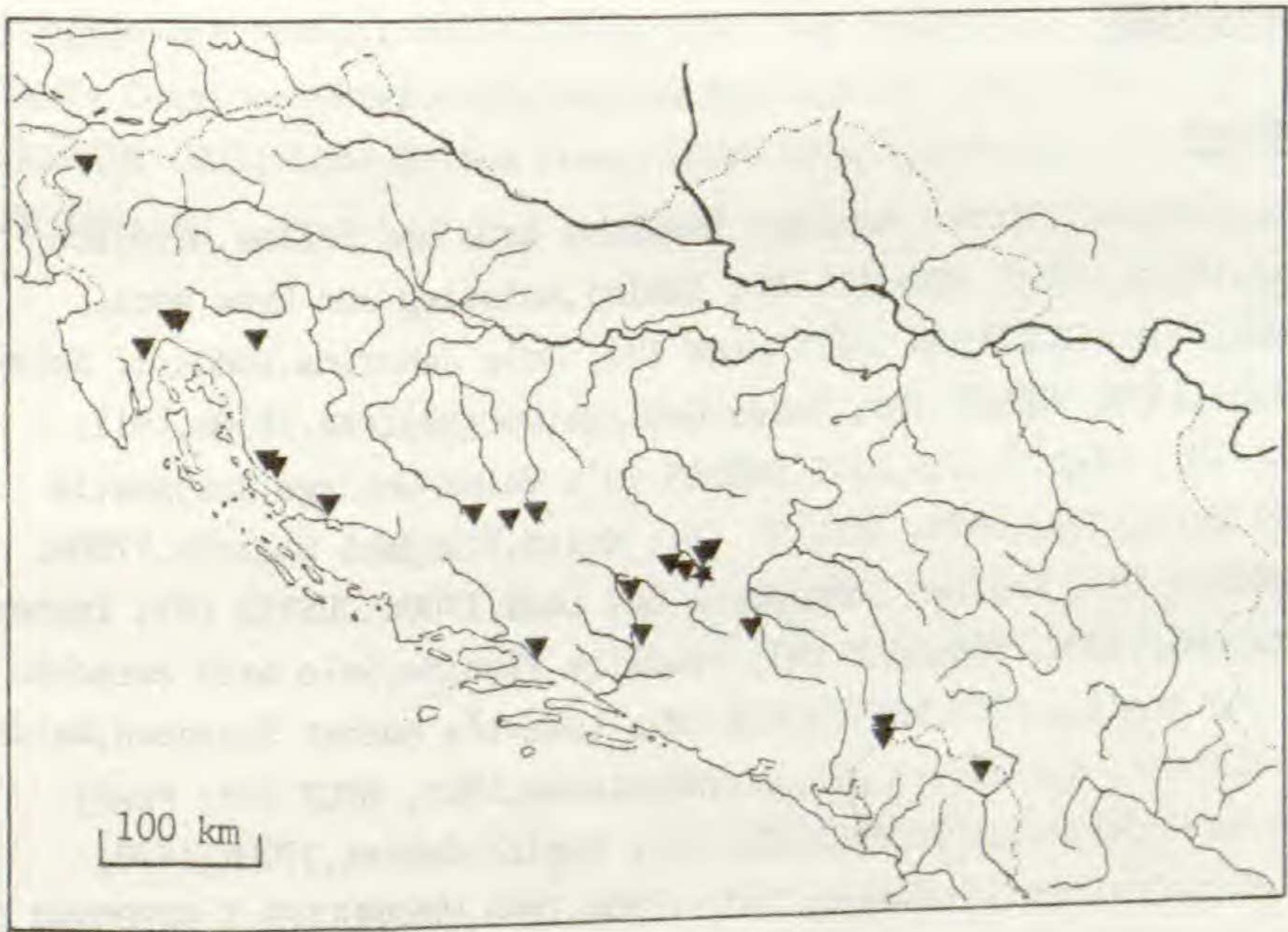


Abb. 46. Verbreitung von *Polygala alpestris* subsp.*croatica*. Zytologisch untersuchte Aufsammlungen sind mit Sternsignatur (★) gekennzeichnet.

Standort: Montan bis subalpin (900-2300 m). Verbreitet in kurzrasigen Steinrasen, alpinen Matten sowie zwischen Felsblöcken. Meist auf kalkreichen, flachgründigen Unterlagen.



Karyologisch untersucht Pflanzen

Frühere Zählungen:

Keine

Eigene Zählungen:

Jugoslawien

Bosnien: Sarajewo, Jahorina, südöstlich vom Sporthotel, in der Nähe der Olympia-Abfahrtsstrecke, kurzrasige Matten; ca. 1800 m;  
6.7.1982; leg.G.HEUBL; (P-406)..... 2n=34

Gesehene Belege:

Jugoslawien

Mittlerer Velebit, Sattel zwischen Budakova Brdo und Soline, nördlich Karlobag, 1000m, 1966, PODLECH (M); Bohinj, Aufstieg zur Crna gora, 500-1500m, 1953, MERXMÜLLER & WIEDMANN (M); Gola Jahorina, südöstl. Sarajewo, 1900m, 1970, THYRET (M); Velez-Gebirge, Dotinspitze, 1850m, 1912, SAGORSKI (M); Klek, Ogulin, 1876, BORBAS (M); Velez-Gebirge, Ruijste, in Buchenwäldern, 1300m, 1898, BAENITZ (M); Krain, Kranjski Sneznik, 1700m, 1956, RAVNIK (M); Krainer Schneeberg bei Laos, 1700m, JUSTIN (M); Trebevic bei Sarajewo, 1500m, 1908, MALY (M); Preslica Planina, Golo brdo zwischen Brjani und Bradina, 1905, POEVERLEIN (M); Lukaviča nächst Sarajewo, Weiden, 1886, FIALA (M); Bjelašnica planina, Hranisava, 1905, MALY (M); Prenj planina, am Grcki Put, 1926, FREIBERG (M); Maglic-Gebiet, 1700m, 1970, THYRET (M); Krainer Schneeberg, 1600-1750m, 1960, MERXMÜLLER & WIEDMANN (M); Ogulin, Sovenica, 600m, CORRENS (M); Trnovski Gozd, Osthänge des Cavn, 750-1200m, 1966, BUTTLER (M); Gipfelregion des Vitorog veliki, 1900m, Kalk, 1907, FALTIS & STADELMANN (WU); Vrangebiet, vrani mali, Kalk, ca. 2000m, FALTIS & STADELMANN (WU); Monte Maggiore, 1150-1200m, 1902, GINZBERGER (WU); Velebit, zwischen Karlopag und Jablanac, auf dem Berg Kote nächst der Satorina, 1500 m, 1908, JANCHEN (WU); Monte Trebevic, Kalk, 1200m, 1888, FIALA (WU); Monte Maggiore, schattige Wiese oberhalb San Francesco, 450m, 1902, GINZBERGER (WU); Gipfelregion des Vitorog, Südhang des Kammes, Kalk, 1500 m, 1904, FALTIS & STADELMANN (WU); Šator planina, Sattel westl. dem Gipfel der Babina greda, 1750 m, Kalk, 1904, HANDEL-MAZZETTI (WU); Šator



planina, felsige Hänge südl. ober dem See, Kalk, 1500-1600 m, 1904, JANCHEN (WU); Šator planina, unter dem See gegen Preodac, 1400 m, Kalk, 1904, HANDEL-MAZZETTI (WU); Plaženica bei Bugojno, auf Wiesen am Gipfel, 1700-1750m, 1904, HANDEL-MAZZETTI (WU); Krain, nordw. der Kuppe Nova Grašina, 1450-1500 m, Kalk, GINZBERGER & JANCHEN (WU); Wiesen nordöstl von Hermsburg, 950 m, Kalk, GINZBERGER & JANCHEN (WU); Velebit, auf der Vaganjski vrh, 1730-1790 m, 1907, JANCHEN & WATZL (WU); Hochflächen des Jankovo brdo, Kalk, 1500-1600m, Kalk, JANCHEN & WATZL (WU); Dovlići an der Nordostseite des Trebevic bei Sarajewo, 1906, JANCHEN (WU);

### Albanien

Gipfelregion des Grebeni Selce, Selce südl. von Vermosh, ca. 1750 m, 1914, DÖRFLER (WU); Curmica-Gebiet, Gipfelregion des Curmica, Kalk, 2230 m, 1907, FALTIS & STADELMANN (WU); Luma, Galica Lums, alpine Geröllhalden, ca. 2000m, 1918, DÖRFLER (WU).



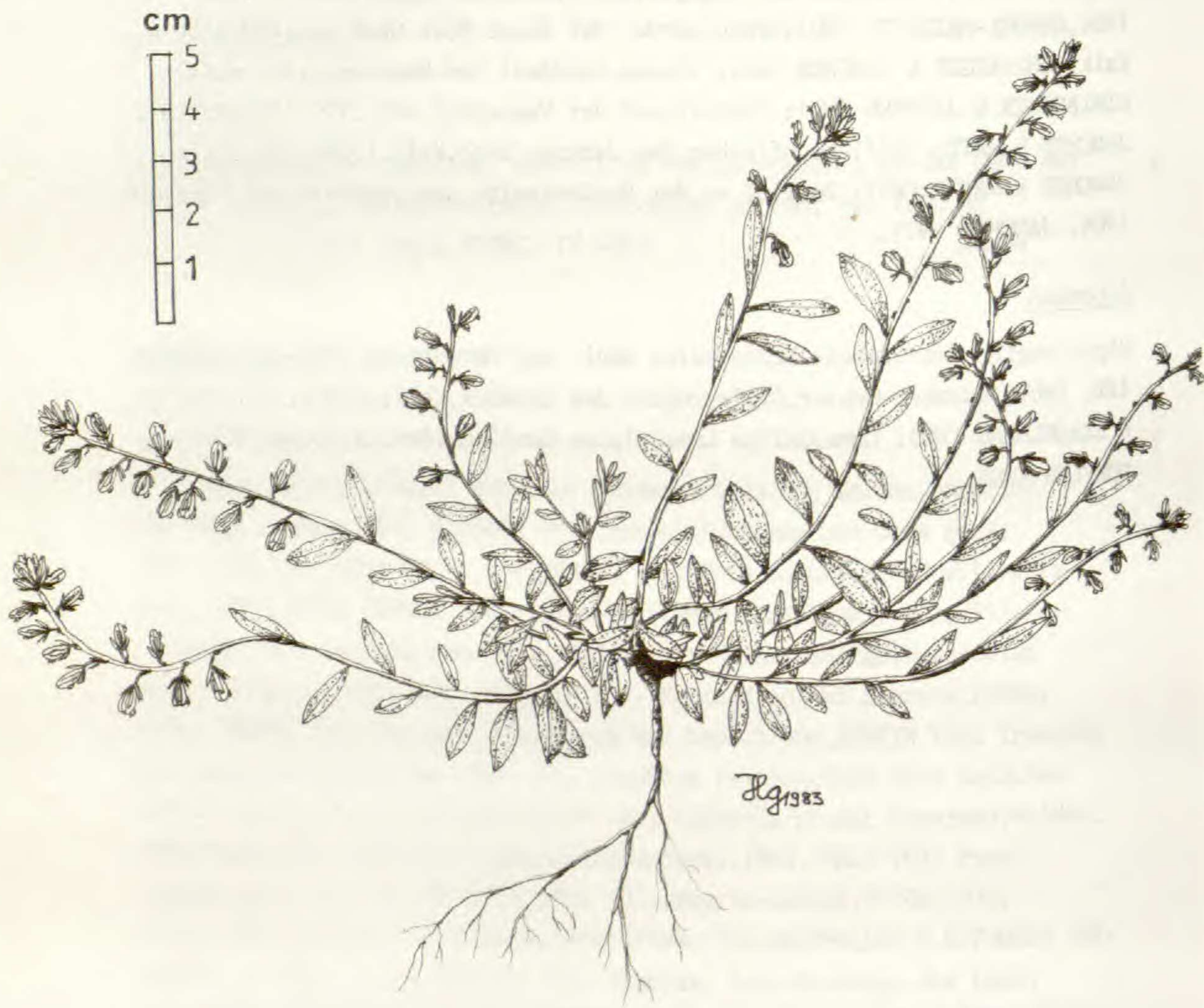


Abb. 47. *Polygala alpestris* subsp. *croatica*



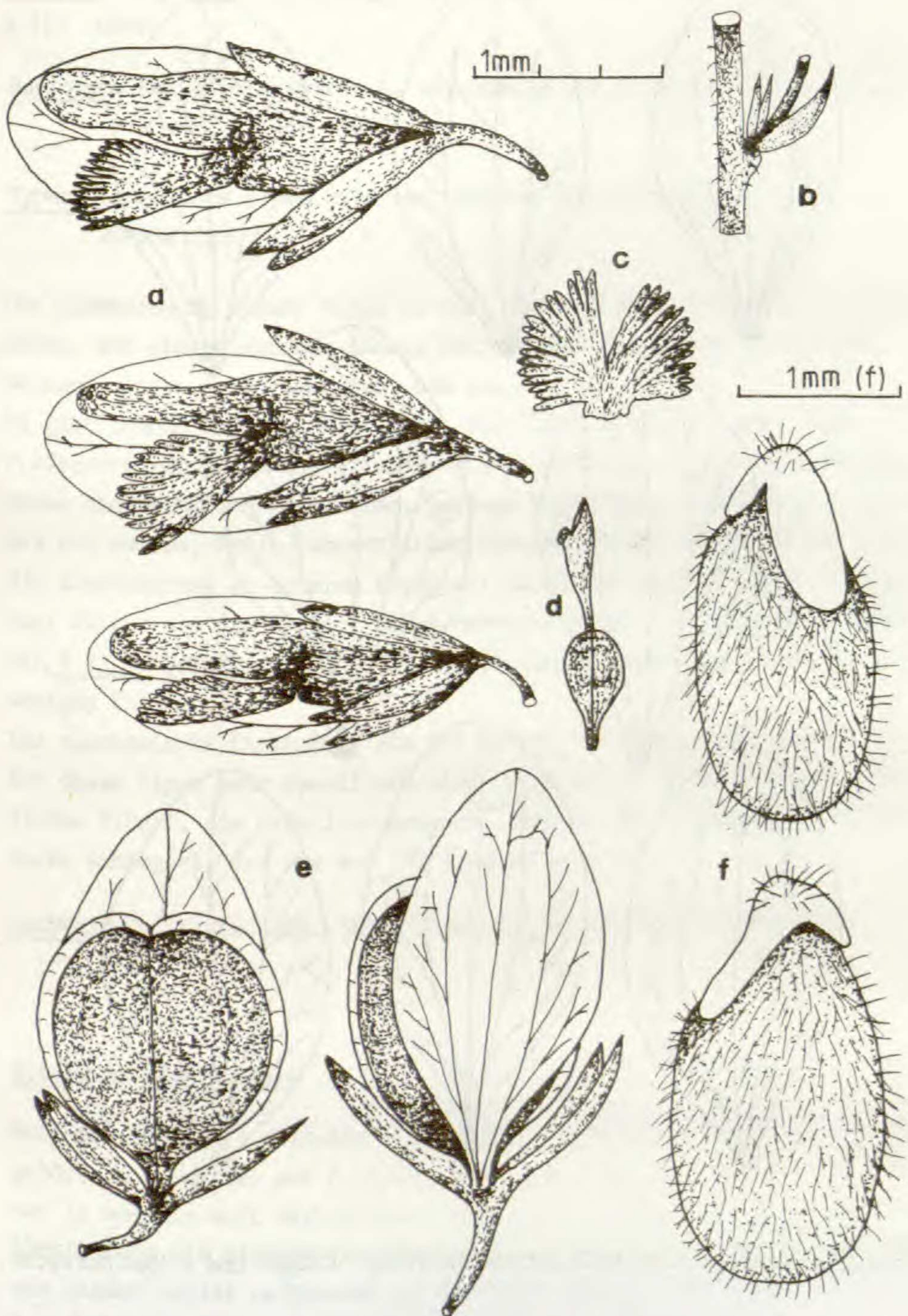


Abb. 48. *Polygala alpestris* subsp. *croatica*. a-Blüte, Seitenansicht. b- Tragblatt, Vorblätter, Blütenstiel. c-Kronblattanhängsel. d-Griffel. e-Kapsel. f-Samen.



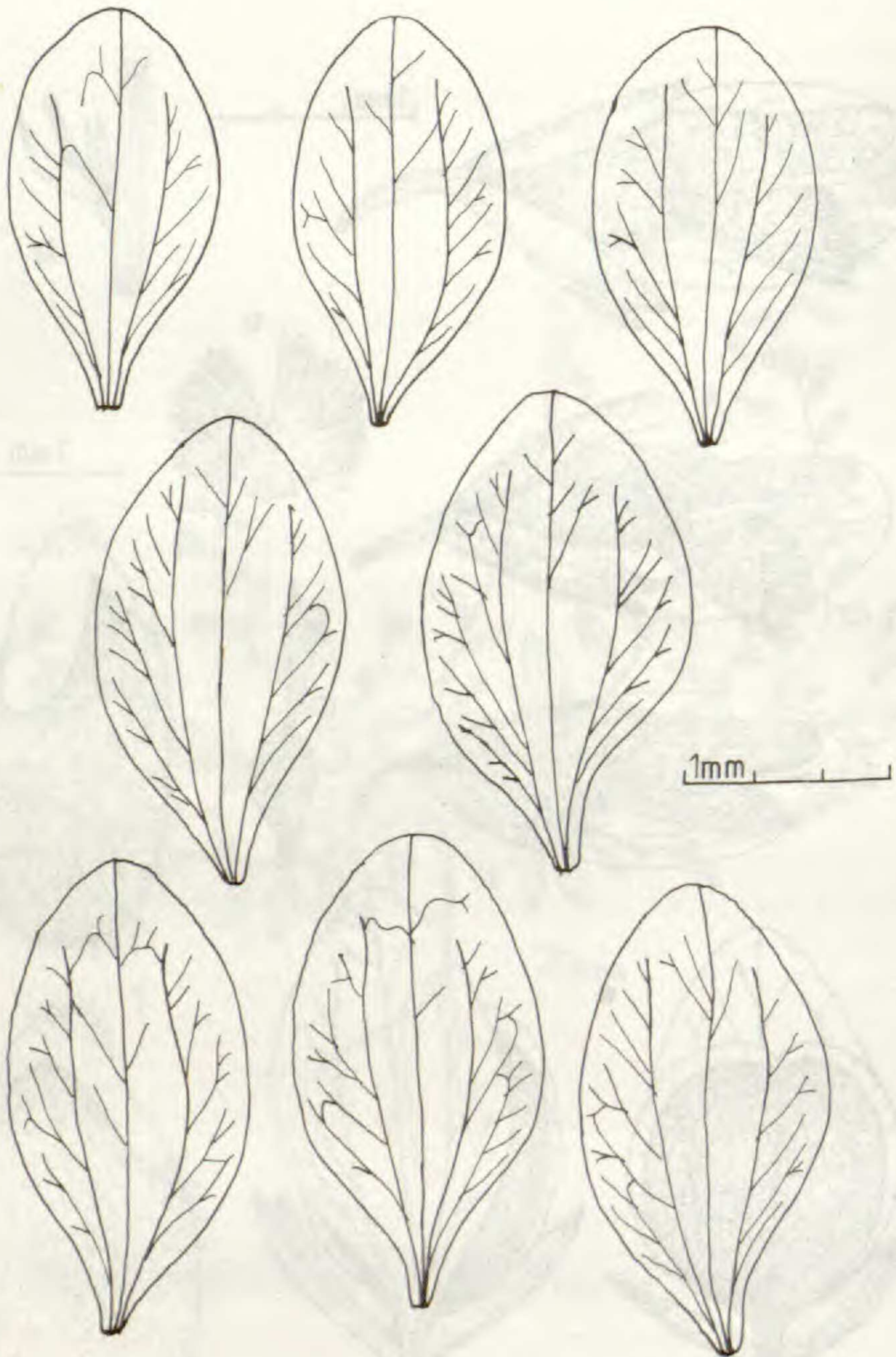


Abb. 49. *Polygala alpestris* subsp. *croatica*. Flügel und Flügelnervatur.



Polygala carueliana (A.W.BENN.) BURNAT ex CARUEL in Parl., Fl. Ital.  
9:117 (1890).

Basionym: *Polygala vulgaris* L. var. *carueliana* A.W.BENN., Consp. Polygalac.  
Europ. 7: 266 (1878).

Typus: Apuanische Alpen, zwischen Carrara und Colonnata, 1874, leg.  
BURNAT (G) .

Die Einbeziehung dieser Sippe in die Untersuchungen hat seine Ursache darin, daß einige Autoren nähere Beziehungen zu *P. vulgaris* annehmen, während andere davon ausgehen, daß sie eher *P. serpyllifolia* nahesteht. Es gibt jedoch wichtige Kriterien, die dafür sprechen, diese Sippe der *P. alpestris*-Gruppe anzuschließen. Als wesentliche Differentialmerkmale wären diesbezüglich anzuführen: geringe Wuchshöhe, Grundblätter kleiner als die oberen, breit-lanzettlichen Stengelblätter, Kelchblätter kurz, die Einschnürung am unteren Kronblatt nicht überragend, Krone so lang oder kürzer als die Flügel; Flügelnervatur offen oder halb-geschlossen, mit 1-2 (4) Netzmaschen, Lateralnerven kaum verzweigt; Anhängsel mit wenigen Fransen.

Die taxonomische Einstufung als Art beruht auf einigen Merkmalen, die für diese Sippe sehr spezifisch sind. So etwa die sichelförmigen, grünlichen Flügel, die bräunlich-purpurne Färbung der Krone sowie das sehr kurze Anhängsel, das nur 4-6 (8) Fransen aufweist.

Verbreitung (Karte, Abb. 50.): Endemisch in den Apuanischen Alpen.

#### Kritische Bemerkungen:

Auch die in "Flora d'Italia" (1982) als Art behandelte *P. angelisii* TEN. gehört ohne Zweifel zur *P. alpestris*-Gruppe. Der taxonomische Wert dieser im Apennin weit verbreiteten Sippe bedarf allerdings einer genaueren Überprüfung. Die eigenen Untersuchungen an einigen wenigen Aufsammlungen aus diesem Gebiet zeigen, daß in den wichtigsten Differentialmerkmalen kaum Unterschiede zu *P. alpestris* subsp. *alpestris* bestehen.



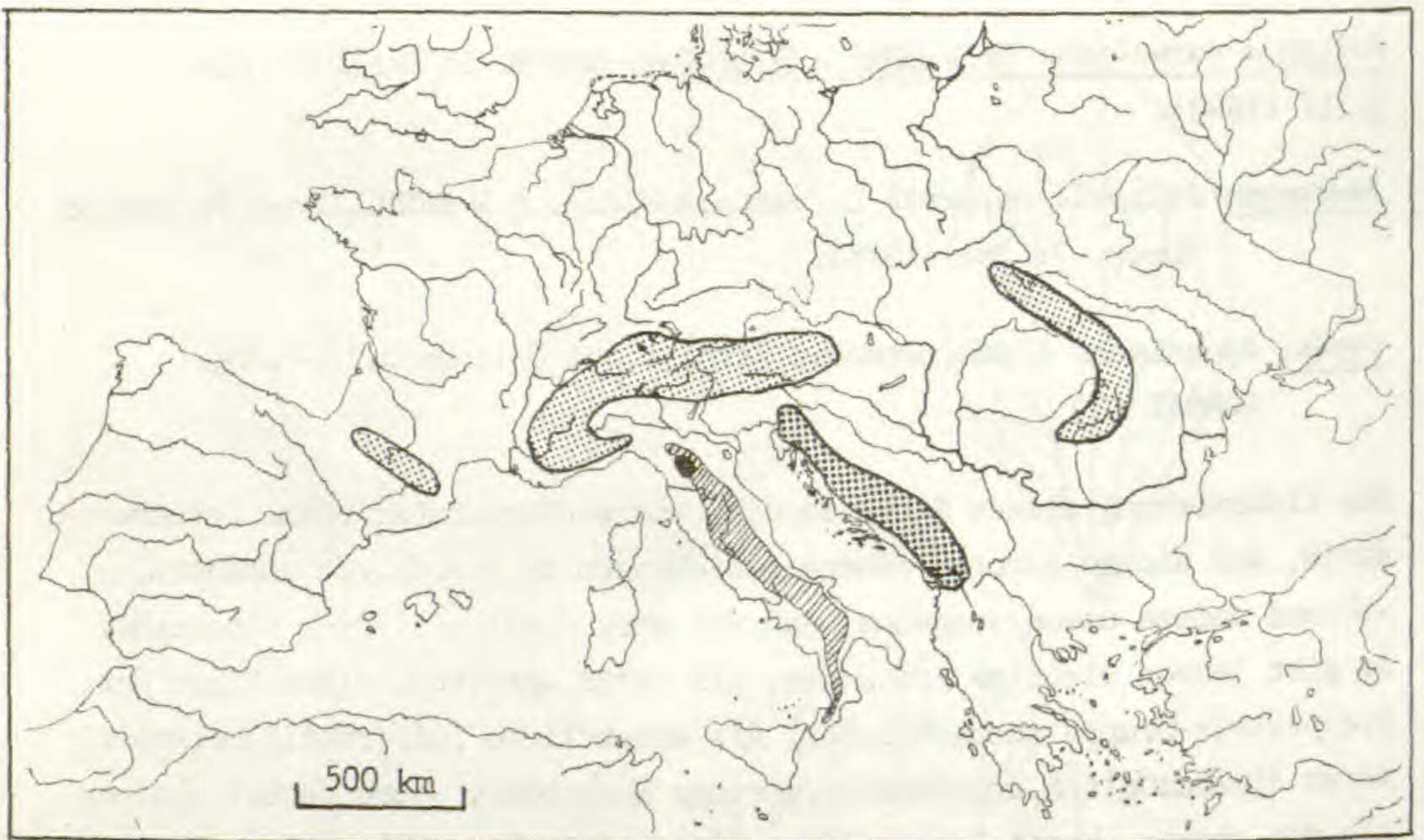


Abb. 50. Generalisierte Verbreitung der *P. alpestris*-Gruppe.

Helles Raster=*P. alpestris* subsp. *alpestris*. Dunkles Raster=*P. alpestris* subsp. *croatica*. Schwarze Fläche=*P. carueliana*. Schraffierter Bereich=*P. angelisii*.



**14.3. Polygala alpina** (POIRET) STEUDEL , Nomencl. Bot. 1:642 (1821).

Basionym: *Polygala austriaca* CRANTZ var. *alpina* POIRET, Encycl.méth.  
Bot. 5: 488 (1804).

Typus: Dans les alpes; Herbar-POIRET (P).

Synonyme:

= *P. amara* L. var. *alpina* LAM.& DC., Fl.Fr.3: 456 (1805).

Beschreibung: Pflanze ausdauernd; Wurzel spindelig, dünn, fein verästelt, 2-5 cm lang; Stämmchen verholzt, niederliegend, kurz, verzweigt; Stengel wenige bis zahlreiche, kurz aufsteigend oder aufrecht, meist unverzweigt, 2-6(8) cm hoch, schwach behaart, am Grund mit dichter Blattrosette, fast immer mit sterilem Mitteltrieb, die Blütentriebe aus den Achseln der Rosettenblätter entspringend, scheinbar seitenständig; Rosettenblätter verkehrt-eiförmig bis breit-elliptisch, ganzrandig, 6-17 (20) mm lang und 3-8 mm breit, am Grund kurzkeilig verschmälert, etwa doppelt so lang wie die Stengelblätter; Stengelblätter länglich-elliptisch, spitz, 5-12 mm lang und 2-5 mm breit, mit der größten Breite etwas oberhalb der Mitte, nach oben zu kaum an Größe zunehmend, die Infloreszenz bisweilen einhüllend, ohne bitteren Geschmack; Blütenstand traubig, mit 4-10 Blüten, kurz fast kopfig, dicht, 1-2 cm lang; Blüten dunkelblau oder hellblau, häufig auch weiß; Tragblätter sehr kurz 0,7-1,2 mm lang, oval, kahl, so lang wie die beiden Vorblätter, meist nur die Hälfte der Blütenstiellänge erreichend; Vorblätter 0,5-1,0 mm lang, frühzeitig abfallend; Kelchblätter wenig abstehend, schmal, spitz, undeutlich dreinervig, 2,2-3,0 (3,2) mm lang, die Einschnürung am unteren Kronblatt um 10-30 % überragend und die Krista etwa 1/3-1/4 ihrer Länge überlappend; Flügel elliptisch-lanzettlich, am Grund lang keilförmig verschmälert, (Basiswinkel 30-50°), vorne spitz zulaufend, 3,5-5,2 mm lang und 1,2-2,2 mm breit, mit der größten Breite in der Mitte; Flügelnervatur offen, selten halb-geschlossen, mit 1-2 Netzmaschen, Mediannerv erst im oberen Drittel in 1-3 Apikalnerven aufgespalten, jeder Lateralnerv mit 3-4 freien Ästen im Randbereich; Krone 4,0-5,2 (5,4) mm lang, der röhrige Teil kürzer als der freie, mit wenig abgegliedertem Anhängsel, meist so lang oder etwa länger als die Flügel; Krista schräg abstehend, mit 12-22 schmalen Fran-



sen, diese 2,0-2,3 (2,5) mm lang, kürzer als der freie Teil der Krone;- Griffel 0,8-1,2 mm lang, etwa so lang wie der Fruchtknoten;- Kapsel verkehrt-herzförmig, am Grund abgerundet, ungestielt, 3,5-4,5 mm lang und 3,0-4,0 mm breit, die Flügel schmaler als die Kapsel (FFB:KB=40-60 %) und etwa so lang oder wenig länger (FFL:KL=110-120 %), schmal geflügelt, mit 0,2-0,3 mm breitem Hautrand;- Samen eiförmig-länglich, 2,0-2,5 mm lang und 1,0-1,2 mm breit, dicht mit langen Borsten besetzt, Elaiosomlappen ungleich lang, der Rückenlappen sehr kurz, anliegend, die beiden Seitenlappen 0,6-1,0 mm lang und 30-40 % der Samenlänge erreichend.

Verbreitung (Karte, Abb. 51.): Westalpen, Pyrenäen. Das westalpine Areal von *P. alpina* erfaßt im Osten noch Teilbereiche von Südtirol (Ortlergebiet), zieht westwärts entlang dem Alpenhauptkamm über die Graubündener-, Adula- und Glarner-Alpen bis zu den höchsten Erhebungen der Berner- und Walliser-Berge und greift in südlicher Richtung über die Savoyer, Cottischen und Dauphiné-Alpen bis zu den Meeralpen aus. Disjunkt von diesem Areal finden sich einzelne Vorkommen auch in den Hoch- sowie den Ostpyrenäen. Hinsichtlich der karpatischen Fundorte s. Bemerkungen.

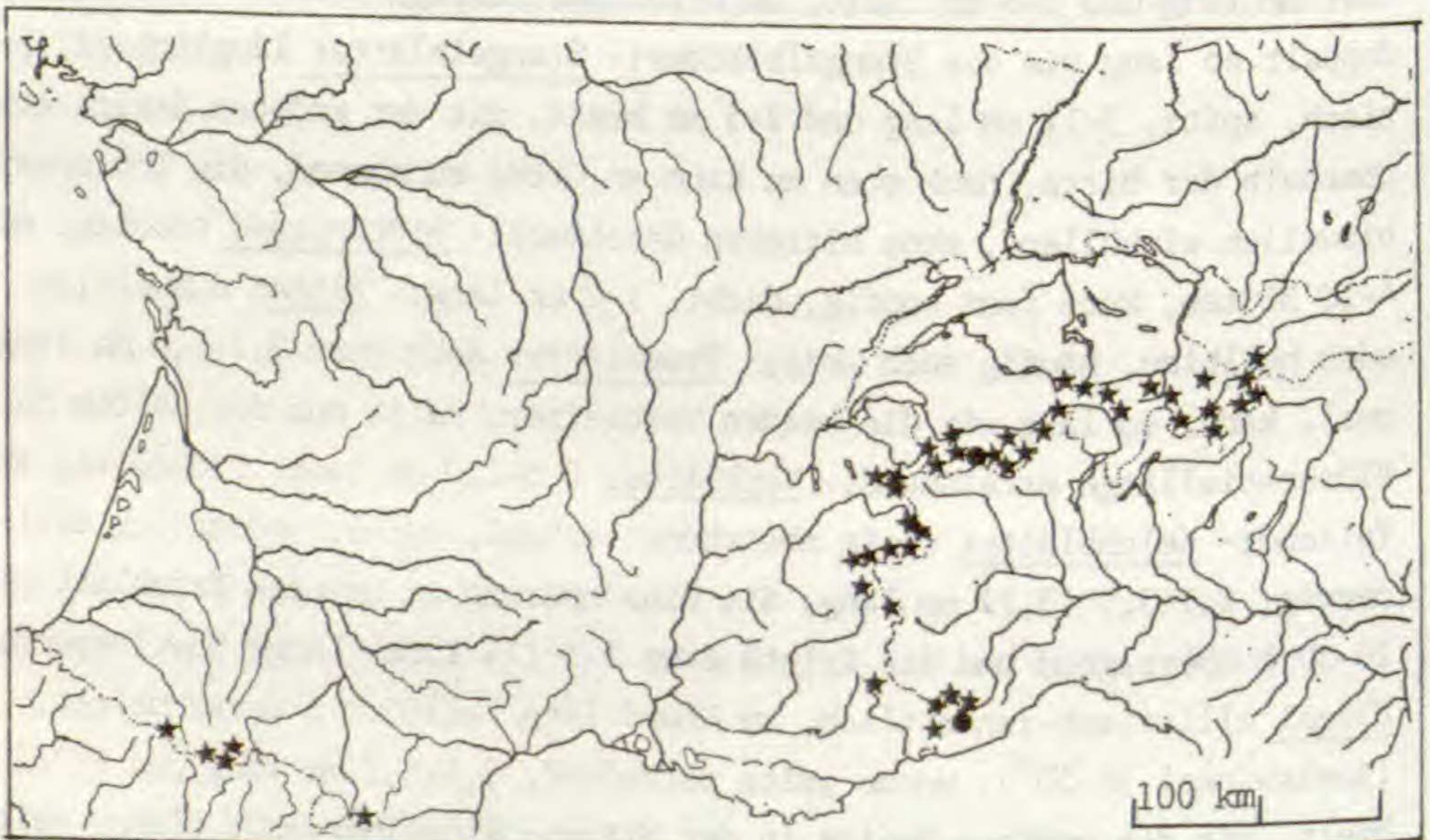


Abb. 51. Verbreitung von *Polygala alpina*. Zytologisch untersuchte Aufsammlungen sind mit (●) Kreis gekennzeichnet.



Standort: Alpin bis subalpin (1800 - 3000 m). Bevorzugt auf trockenen kurzrasigen Bergmatten; meist auf kalkreichen, flachgründigen Unterlagen.

Kritische Bemerkungen: Die Ähnlichkeit von *P. alpina* mit karpatischen Formen von *P. amara* subsp. *brachyptera*, insbesondere mit der var. *carpatica*, hat vermutlich dazu geführt, daß KRAL (1974) erstere Sippe als Neufund für das Gebiet der Karpaten angibt. Bereits HOLUB (in litt.) meldet aufgrund der breiten und stumpfen Rosettenblätter sowie der größeren Wuchshöhe ernsthafte Zweifel an der Identität der Karpatenpflanzen (Rumänien, Muntii Bucegi) mit der westalpin-pyrenäisch verbreiteten *P. alpina* an. Die eigenen Untersuchungen an einer Aufsammlung aus diesem Gebiet (Bucegi, Casaiman; 22.6.1929; leg. CRETZOIU; Herb. Genf) ließen sich eindeutig *P. amarella* zuordnen.

Karyologisch untersuchte Pflanzen:

Frühere Zählungen:

Schweiz: GLENDINNING (1960)  $2n = ca. 34$ .

Eigene Zählungen:

Schweiz

- Wallis: Zermatt, Riffelberg, unweit des Riffelsees; ca 2500m; kurzrasige Berghänge; 21.7.1983; leg. G. HEUBL (P-278).....  $2n = 34$

Italien

- Cuneo: Alpi Marittime, nördlich Ormea an der Straße von Monesi zum Monte Saccarello; 1400-1780m; 16.6.1980; leg. W. LIPPERT (★).....  $2n = 34$

Gesehene Belege:

Schweiz

Wallis, Zermatt, Hänge südl. des Hotel Riffelberg, gegen den Riffelsee, 2700 m, 1965, BUTTLER & DITTRICH (M); Fully, 2300 m, 1905, RUPPERT (M); Haut d'Alesses, 2300 m, 1901, WILOZEK (G); Zermatt, am Hörnli, 1861, PERRIER (G); Illhorn, Riffelalp sur Zermatt, 2200 m, 1914, WILOZEK (G);



Graubünden: Oberengadin, Malojapaß, 1900 m, 1965, HAESLER (M); Puschlav, Südhang des Berninapasses, 2000 m, 1965, HAESLER (M); Berninapaß, Matten südlich der Paßhöhe, 1980 m, 1957, ROESSLER (M); St. Moritz, 1800-1900 m, Magerwiesen und Weiden, 1918, BRANGER (G); Piz Alo, Bernina, 1905, CHENEVARD (G); Tessin: Crete entre Robieri et le lago bianco, alpes de Barona, ca. 2200 m, 1904, BRAUN (G); Val Fiorina de Basadino, 1904, BRAUN (G); Val bedretto, 2600 m, 1903, BRAUN (G); Waadt: Alpes de Bex, Javernaz, 1878, SCHMIDELY (G);

### Italien

Cuneo, nördl. Ormea, an der Straße von Monesi zum Monte Saccarello, 1400-1780 m, 1980, LIPPERT (M); Suldental oberhalb St. Gertraud, 2000 m, 1913, ARNOLD (M); Passo Babon supra V. Pesio, 1899, BICKNELL (G);

### Frankreich

Südhänge des Col de Tenda, ca. 1700 m, HERTEL (M); Vallouise, 1908, GIROD (M); Montagne des Muntis sur Fontan, 1886, REVERCHON (M); Casterine westl. St. Dalmas de Tende, 1600-1700 m, 1963, POELT & SEITZ (M); St. Etienne de Tinee, Col de la Ceartissa, 1910, BERTRAND (M); Val Fontan-alba, 2200 m, 1913 BICKNELL (M); Col de Tende, 1879, VETTER (G); Col d'Allons, 1894, VETTER (G); Paturages entre Chusannir et Bruillot, vauée de Cogne, 1890, CHENEVARD (G); Le Lauret pres Briancon, 1905, BRACHET (G); Monte Sense, 1897, GIROD (G); Charance pres Gap, 1800 m, 1903, GIROD (G); Cisiere du Deroz de Rabon, 1500 m, 1902, GIROD (G); Val d'Isere, 1877, PERRIER (G); Tarentaise, Col de la Vannoise, Vallee des Allues, 1866, PERRIER (G); Petiet Mont-Cenis, Maurienne, 1899, PERRIER (G); Pres St. Martin de Bivillle, 1860, PERRIER (G); St. Sorlin, 1883, PERRIER (G); Combe-Rousse au dessus St. Colombin-les-Villars, 1881, PERRIER (G); Pres Valmeinier, 1888, PERRIER (G); Zentral-Pyrenäen, Col de Tourmalet, 2100 m, 1954, MERXMÜLLER (M); Cirque de Gavarnie, 1887, BORDERE (M); Gedre, Hautes-Pyrénées, Coumeli, 1400 m, 1879, BORDERE (G);



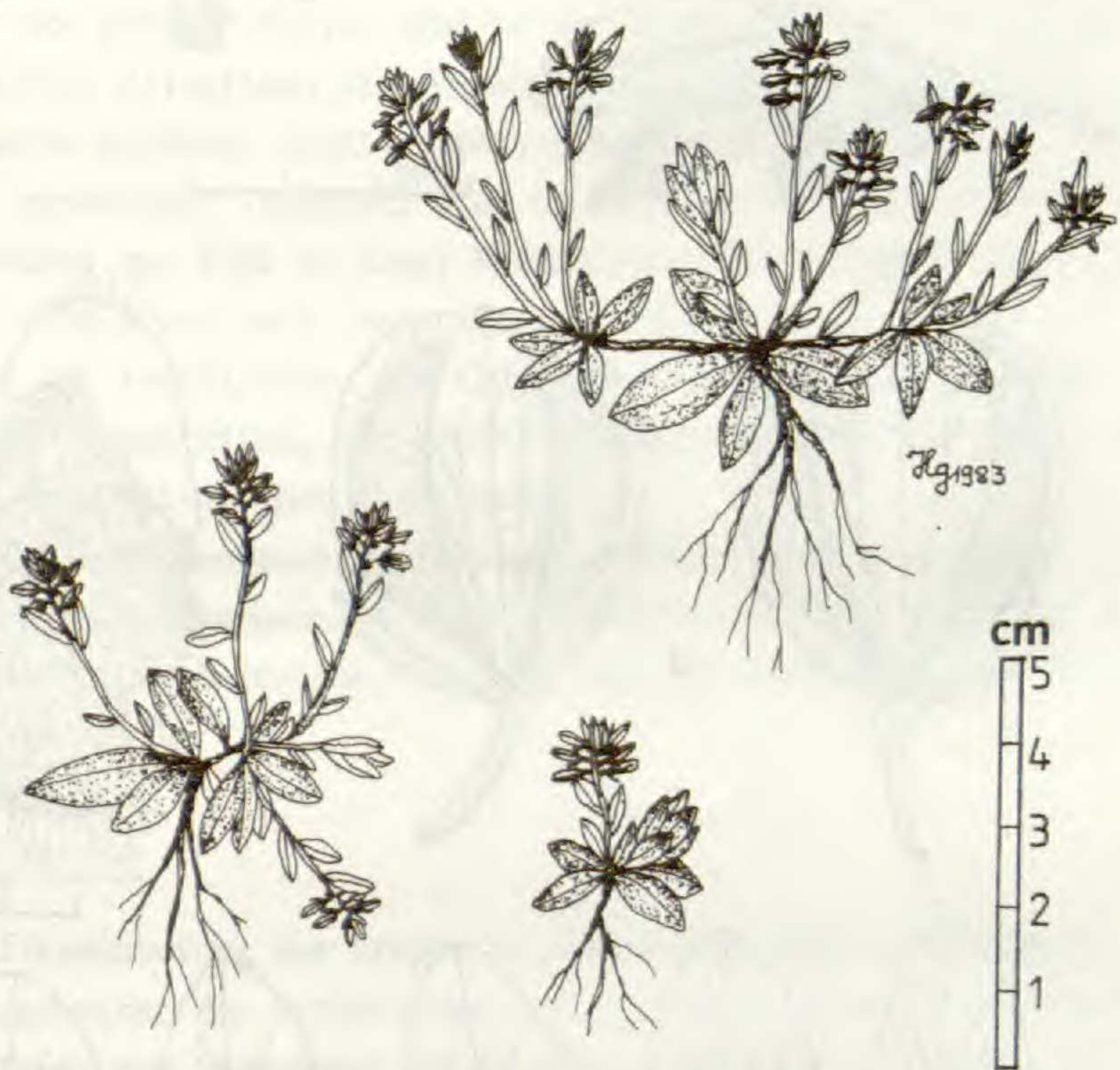


Abb. 52. *Polygala alpina*



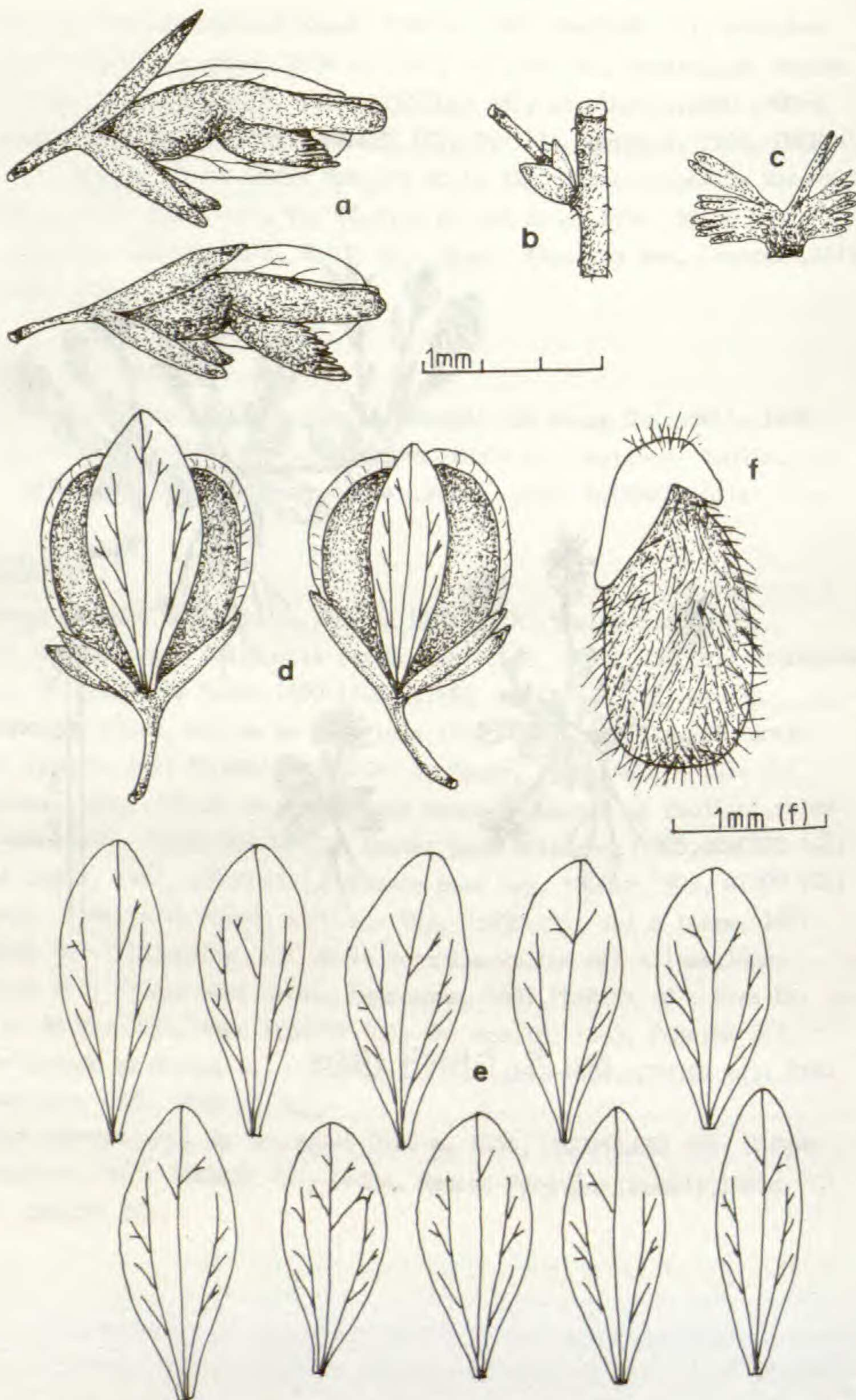


Abb. 53. *Polygala alpina*. a-Blüte, Seitenansicht. b-Tragblatt, Vorblätter, Blütenstiel. c-Kronblattanhängsel. d-Kapsel. e-Flügel. f-Samen.



#### 14.4. P. vulgaris-Gruppe

Dieser polymorphe, weitverbreitete und sehr anpassungsfähige Sippenkomplex ist durch folgende Differentialmerkmale charakterisiert: Pflanze ausdauernd, bis 40 cm hoch; alle Blätter wechselständig, am Stengel nach oben zu an Größe zunehmend, obere Stengelblätter lanzettlich, bis 40 mm lang, mit der größten Breite etwa in der Mitte oder unterhalb, Grundblätter klein, elliptisch bis verkehrt-eiförmig, bisweilen genähert aber keine Rosette bildend, nicht bitter; Blütenstand  $\pm$  vielblütig, nicht schopfig, pyramidal; Tragblatt etwa so lang wie der Blütenstiel, die beiden Vorblätter nur halb so lang; Kelchblätter die Einschnürung am unteren Kronblatt kaum erreichend, meist kürzer; Kronröhre wenig länger als der freie Teil der Kronblätter, die Flügel deutlich überragend; Flügel breit-eiförmig bis lanzettlich, mit reich verzweigter, geschlossener Flügel-nervatur, 4-20 Netzmaschen ausbildend.

Alle zytologisch untersuchten Pflanzen erwiesen sich einheitlich als tetraploid mit der Chromosomenzahl  $2n=68$ . Die früheren, teilweise sehr abweichenden Zählungen konnten, bis auf jene von GLENDINNING (1960), nicht bestätigt werden.

#### Merkmalsdiagramm

Um die Differenzierung der Sippen in graphischer Form wiederzugeben, wurden die Ergebnisse der Merkmalsanalysen in Streudiagrammen zusammengefaßt. In Analogie zu den Diagrammen der *P. amara*-Gruppe wurde auch hier als grundlegendes Merkmal die Form und Größe der Flügel im Koordinatensystem dargestellt (Diagramm 1). Zusätzlich wurde auch die Kronenlänge als weiterer wichtiger Parameter im Merkmalsdiagramm (2) berücksichtigt, wodurch die Aussagekraft deutlich an Präzision gewinnt.

In beiden Scatterdiagrammen lassen sich zwei umfangreiche Teilbereiche erkennen, die durch eine breite Übergangszone in Verbindung stehen. Diese Polarisierung würde im wesentlichen mit der Auffassung von PAWLOWSKI (1958) übereinstimmen, der eine Gliederung in 2 Arten - *P. vulgaris* und *P. oxyptera* - vorschlägt. Wenngleich seine Merkmalsanalysen, die ausschließlich an ost-europäischem Material vorgenommen wurden, diese taxonomische Wertung rechtfertigen mögen, so bedarf dieses Konzept für den mitteleuropäischen Raum



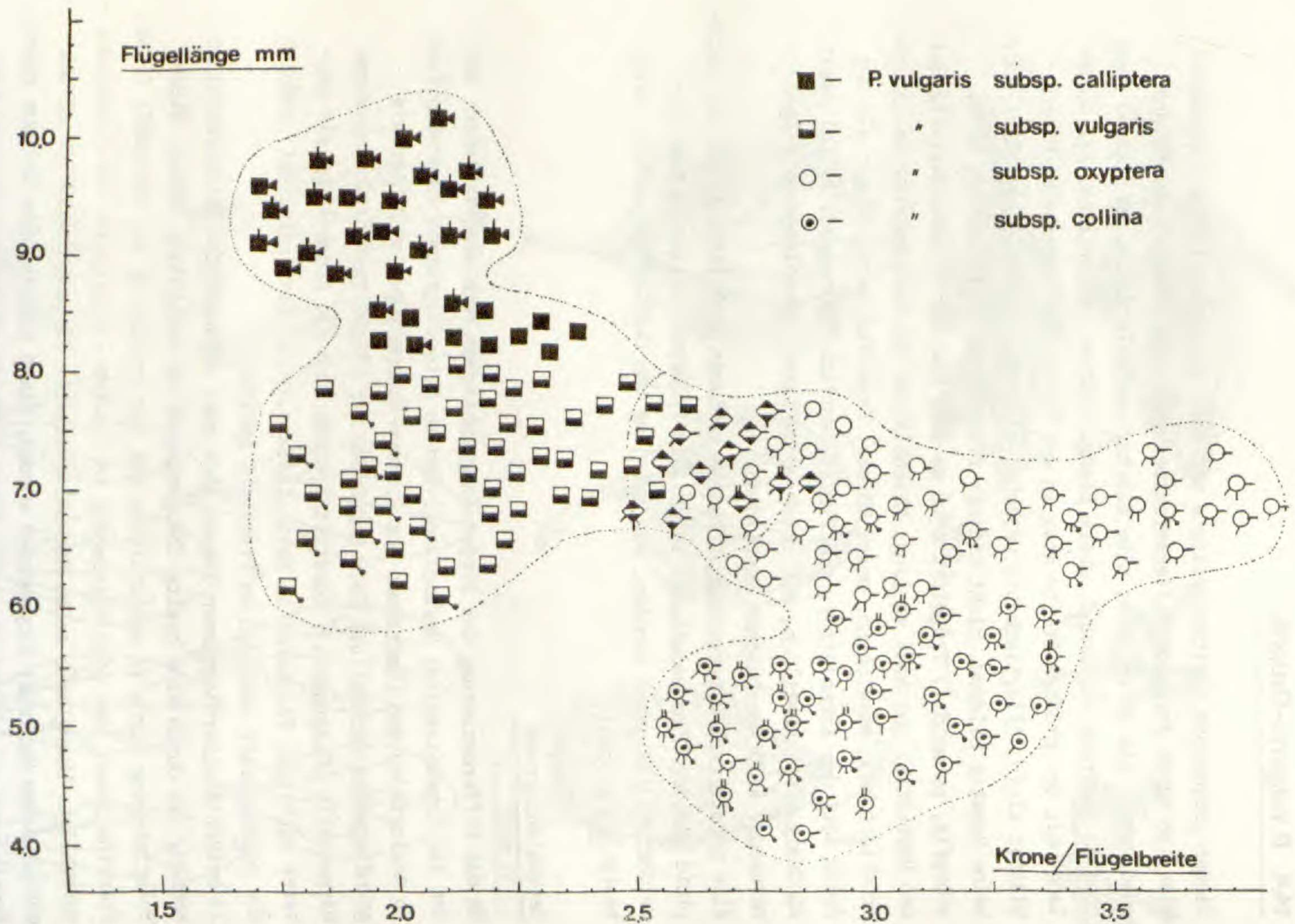


Abb. 54 a. Merkmalsdiagramm von Individuen aus ca. 20 Populationen von *P. vulgaris* subsp. *vulgaris* und subsp. *calliptera* sowie der subsp. *oxyptera* und subsp. *collina*. Nähere Erläuterungen im Text.



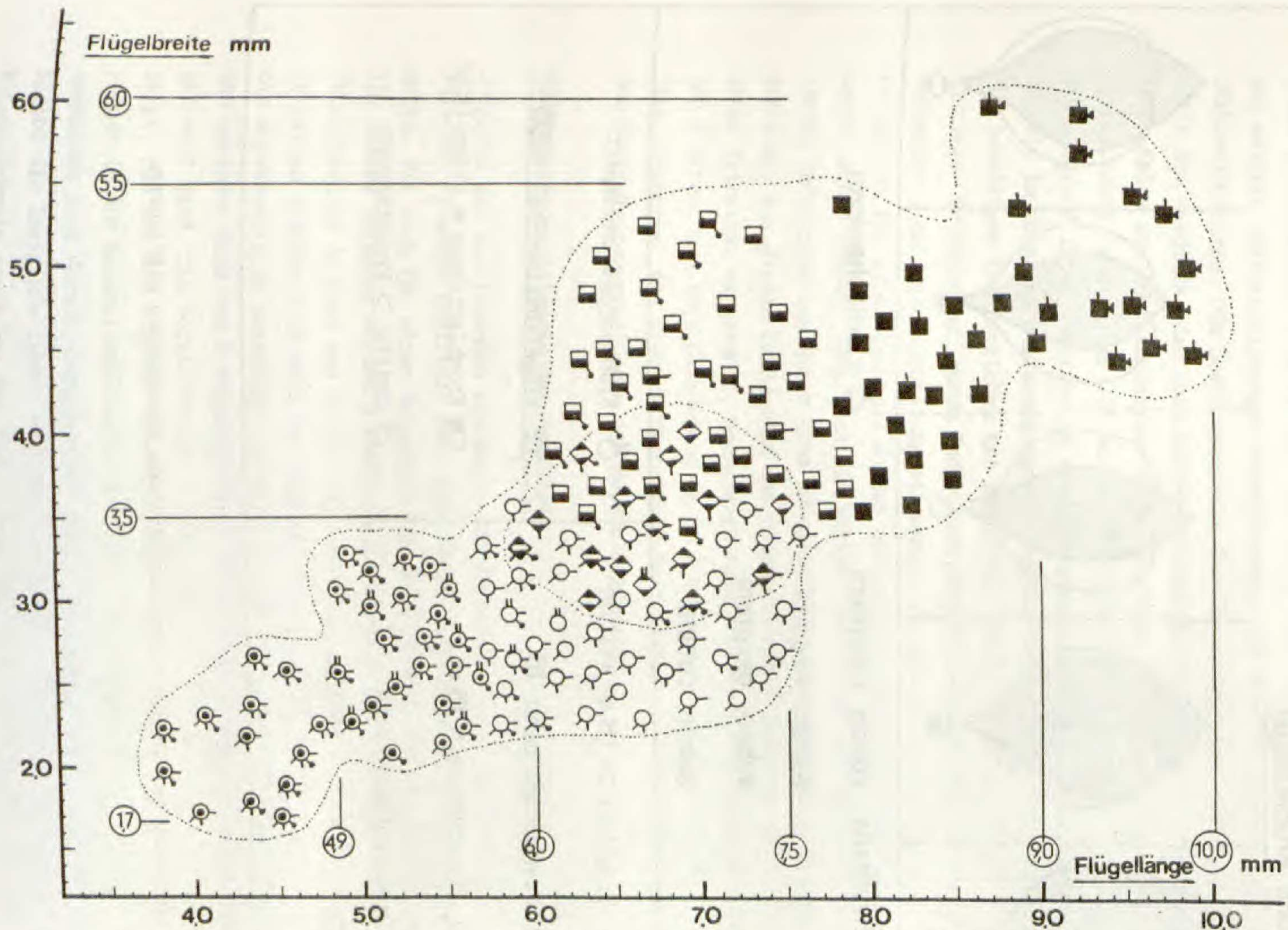


Abb. 54 b. Merkmalsdiagramm von Individuen aus ca. 20 Populationen von *P. vulgaris* subsp. *vulgaris* und subsp. *calliptera* sowie der subsp. *oxyptera* und subsp. *collina*. Nähere Erläuterungen im Text.



Kapsel und Fruchtblügel				
■ — <i>P. vulgaris</i> subsp. <i>calliptera</i>		◈ — Zwischenform		
◻ — subsp. <i>vulgaris</i>				
○ — subsp. <i>oxyptera</i>				
● — subsp. <i>collina</i>				
<p>○ Tragblatt <math>&gt; 1,8</math> mm, <math>\pm</math> ciliat</p> <p>○ Fransenzahl unter 16</p> <p>○ Pflanzenhöhe <math>&lt; 15</math> cm</p> <p>○ Blütenfarbe weiß</p> <p>○ " rötlich</p>		<p>○ Blütenorgane bewimpert</p> <p>○ Flügel-Basiswinkel <math>&lt; 60^\circ</math></p> <p>○ Kronblattlänge = Flügellänge</p> <p>○ Griffel <math>&gt;</math> Fruchtknoten</p>		

Abb. 55. Erläuterung der in den Merkmalsdiagrammen verwendeten Signaturen.

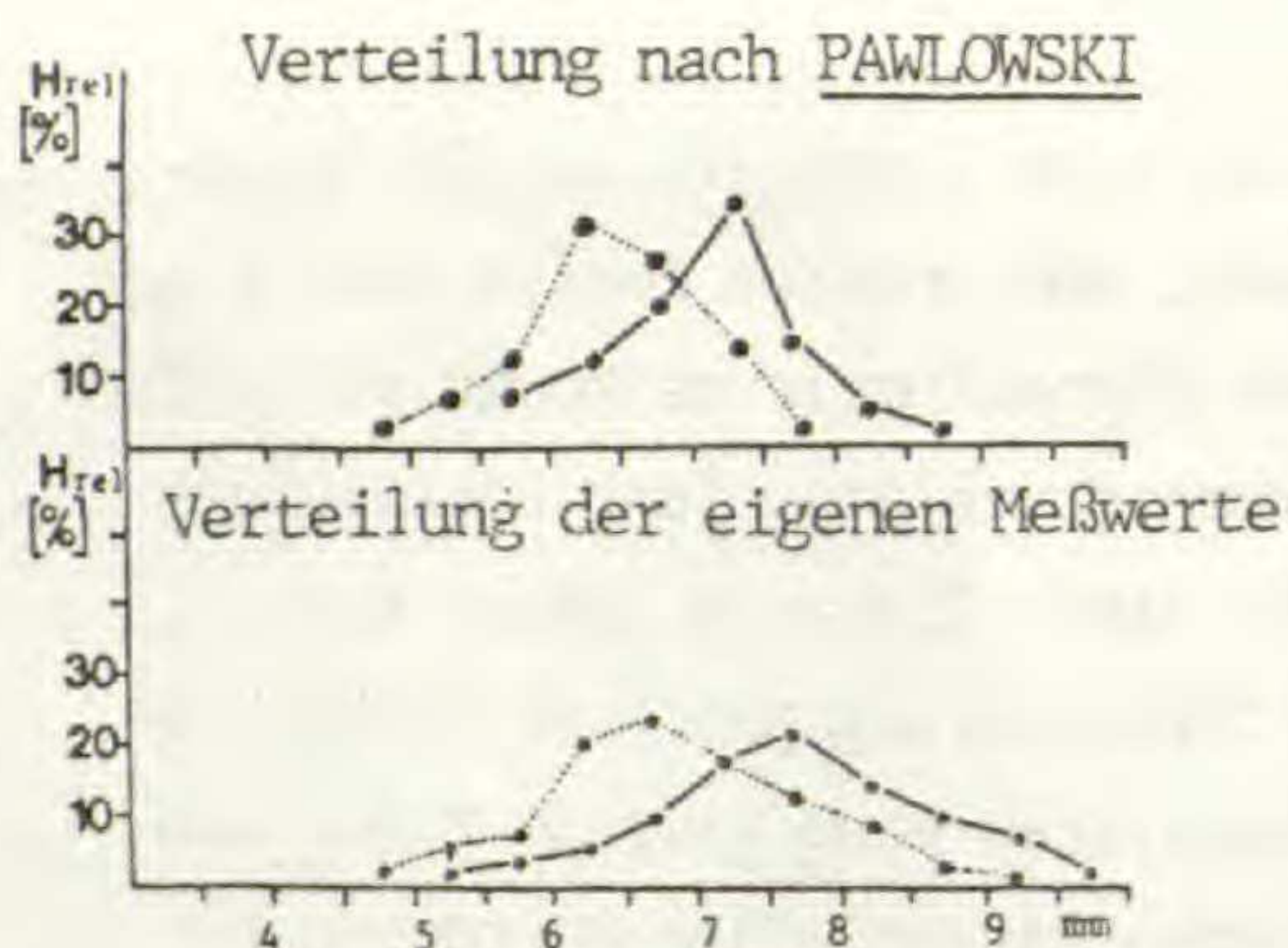


einer grundlegenden Erweiterung. Zum einen sind innerhalb der Teilgruppen weitere Differenzierungen unverkennbar, zum anderen fehlen aber klare Diskontinuitäten. Die Geschlossenheit des Sippenkomplexes kommt vor allem darin zum Ausdruck, daß sehr extreme Formen durch eine fast kontinuierliche Reihe von Übergangsformen verbunden sind. Trotzdem lassen sich, insbesondere im Diagramm (2) weitere Differenzierungsprozesse beobachten, die aufgrund ihrer Position im Koordinatensystem eine gewisse Eigenständigkeit in ihrer Merkmalsausprägung erkennen lassen. Ihre Zuordnung zu den jeweiligen Teilbereichen ist eindeutig. Im Gegensatz dazu ist die mittlere "Brückenzone" durch Individuen charakterisiert, die in ihren Merkmalen eine Zwischenstellung einnehmen. Wenngleich Hybridisierungsereignisse für einen Großteil dieser heterogenen Typen verantwortlich gemacht werden können, läßt sich die starke Annäherung von merkmalskonstanten Individuen nur durch eine unvollständige Sippentrennung hinreichend erklären. Aus diesem Grund wird der taxonomischen Gliederung in 4 Unterarten Priorität eingeräumt, wenngleich sich intuitiv eine Beibehaltung von 2 Arten und ihre Gliederung in je 2 Subspezies anbieten würde. Weitere Argumente, die erstere Einteilung favorisieren, lassen sich auch aus den Häufigkeitsverteilungen der Merkmale gewinnen.

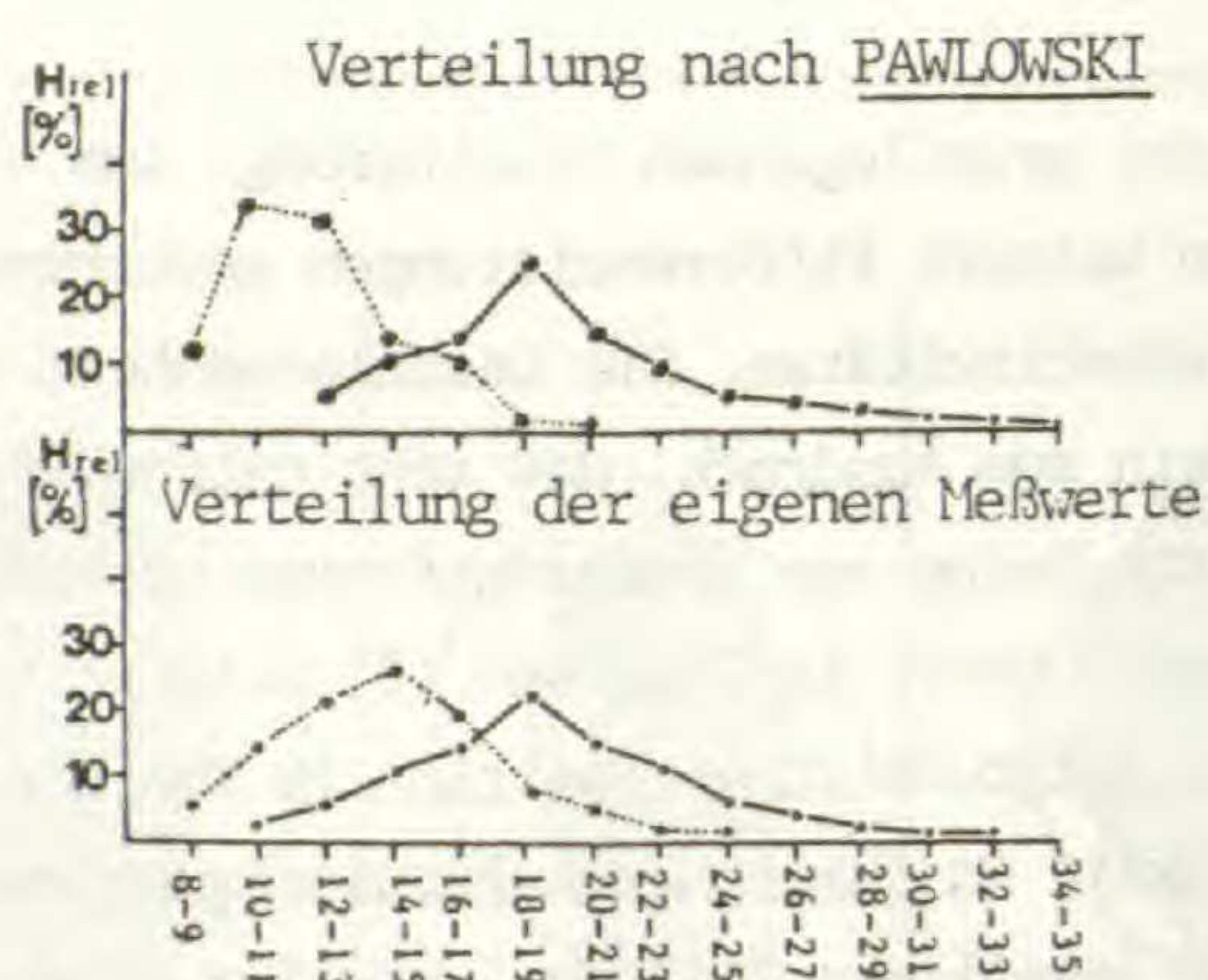
#### Häufigkeitsverteilungen der Merkmale

Aufgrund der vorliegenden Meßdaten, die PAWLOWSKI (1958) an osteuropäischen Pflanzen ermittelt hat, sind wesentliche Bezugsgrößen vorgegeben, die sich für einen Vergleich mit den eigenen Meßwerten anbieten. Für dieses Vorhaben wurden 8 Differentialmerkmale aus dem Blüten- und Fruchtbereich in Form von Verteilungskurven dargestellt. Die Einteilungskriterien richten sich nach den Angaben von PAWLOWSKI (1958). Die Kurvenverläufe bestätigen im wesentlichen das aus den Streudiagrammen bekannte Bild von 2 Sippengruppen, die nur unvollständig voneinander getrennt sind. Die vergleichende Betrachtung der Häufigkeitsverteilungen zeigt, daß bei den eigenen Meßwerten wesentlich ausgeprägtere Überlappungen in den Merkmalsamplituden auftreten. Auch hinsichtlich der Kurvenmaxima sind Verschiebungen sowie Abflachungen zu beobachten. Dennoch bleibt die Zweigipfeligkeit weitgehend erhalten. Lediglich im Bereich der Fruchtmerkmale sowie bei der Flügellänge deuten sich mehrgipfelige Verteilungen an, die in den Scatterdiagrammen eine Entsprechung in den teilweise abgesetzten Randzonen finden. Ein ganz anderes Bild stellt sich

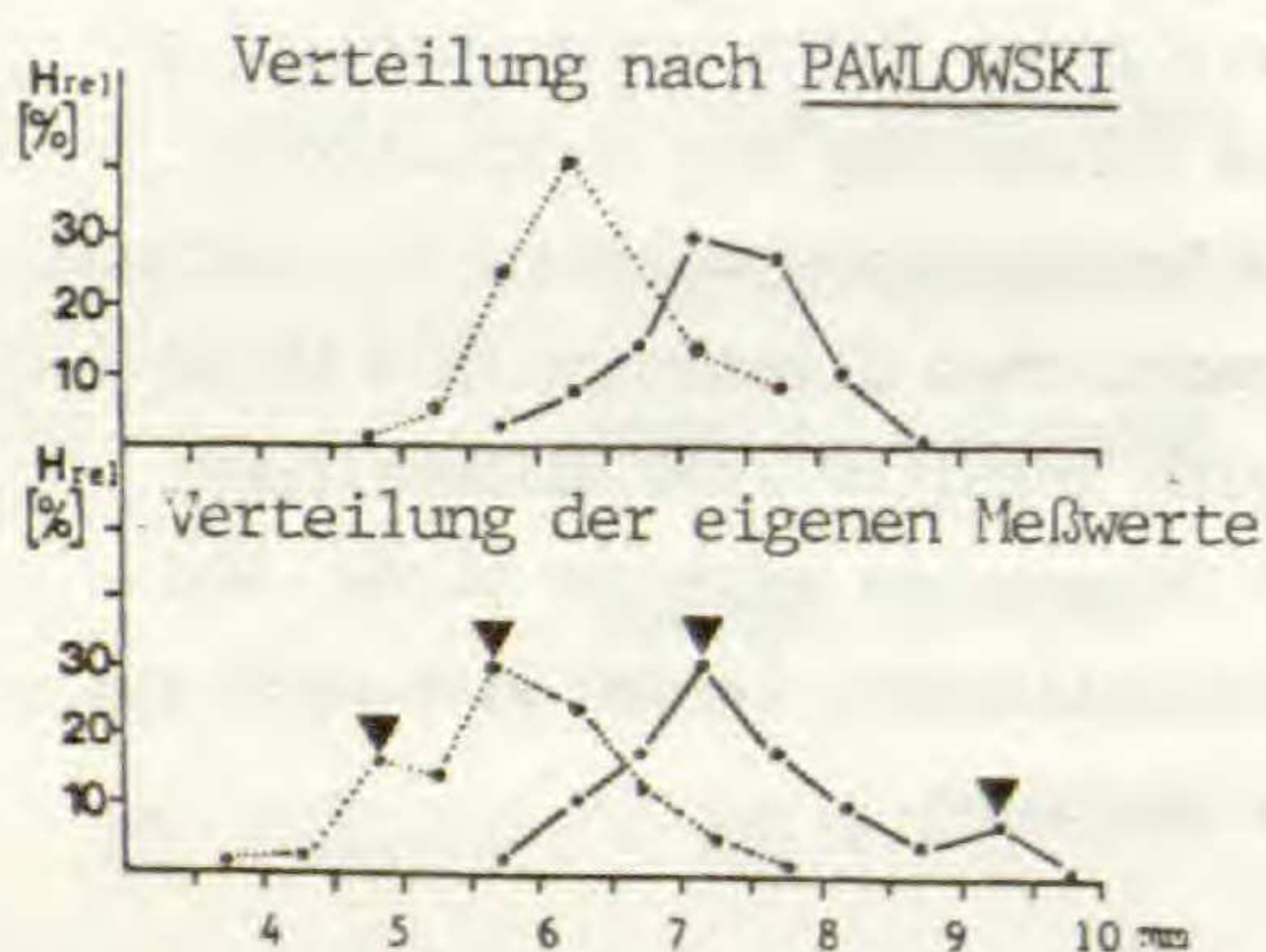




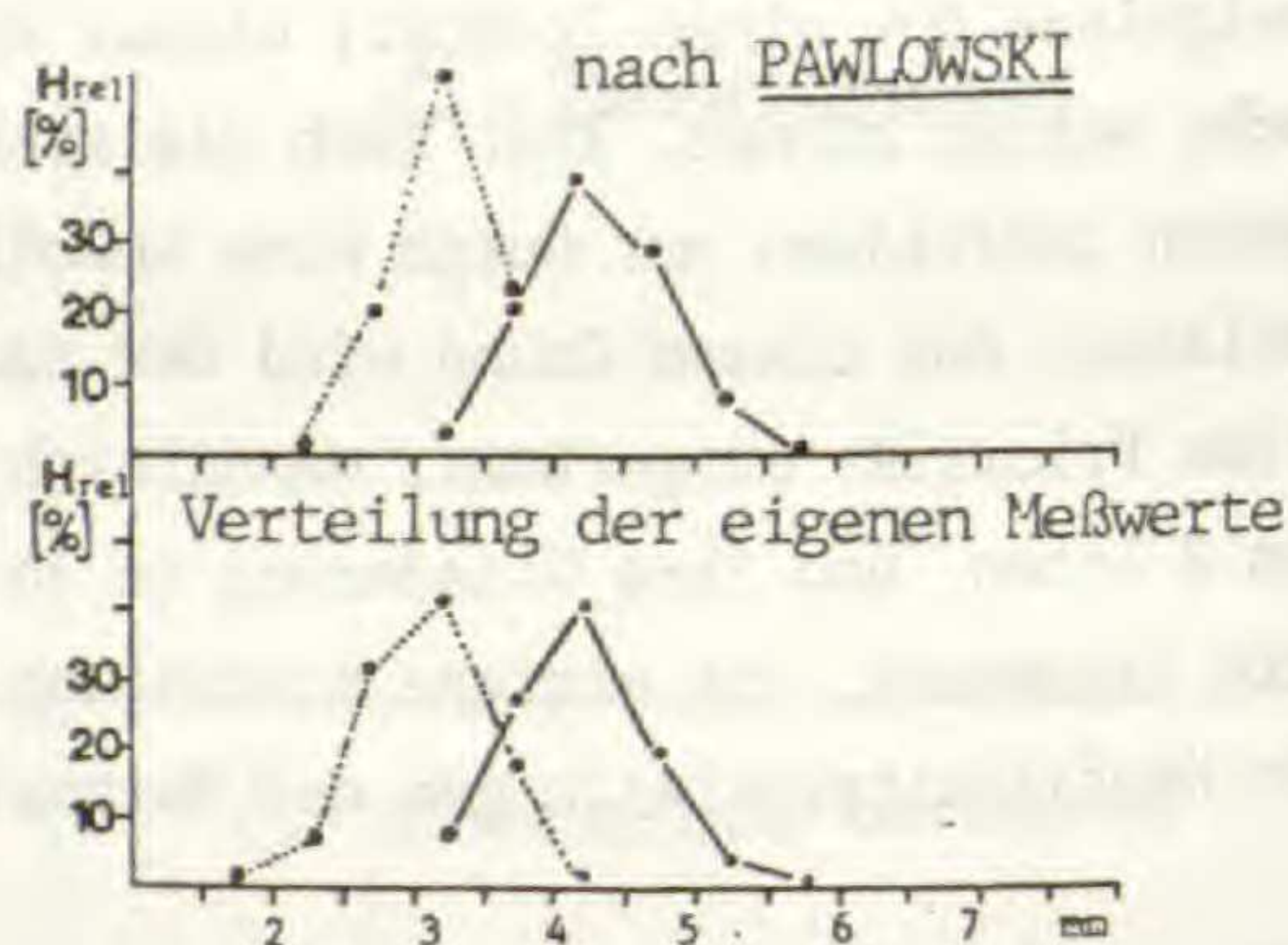
Kronenlänge



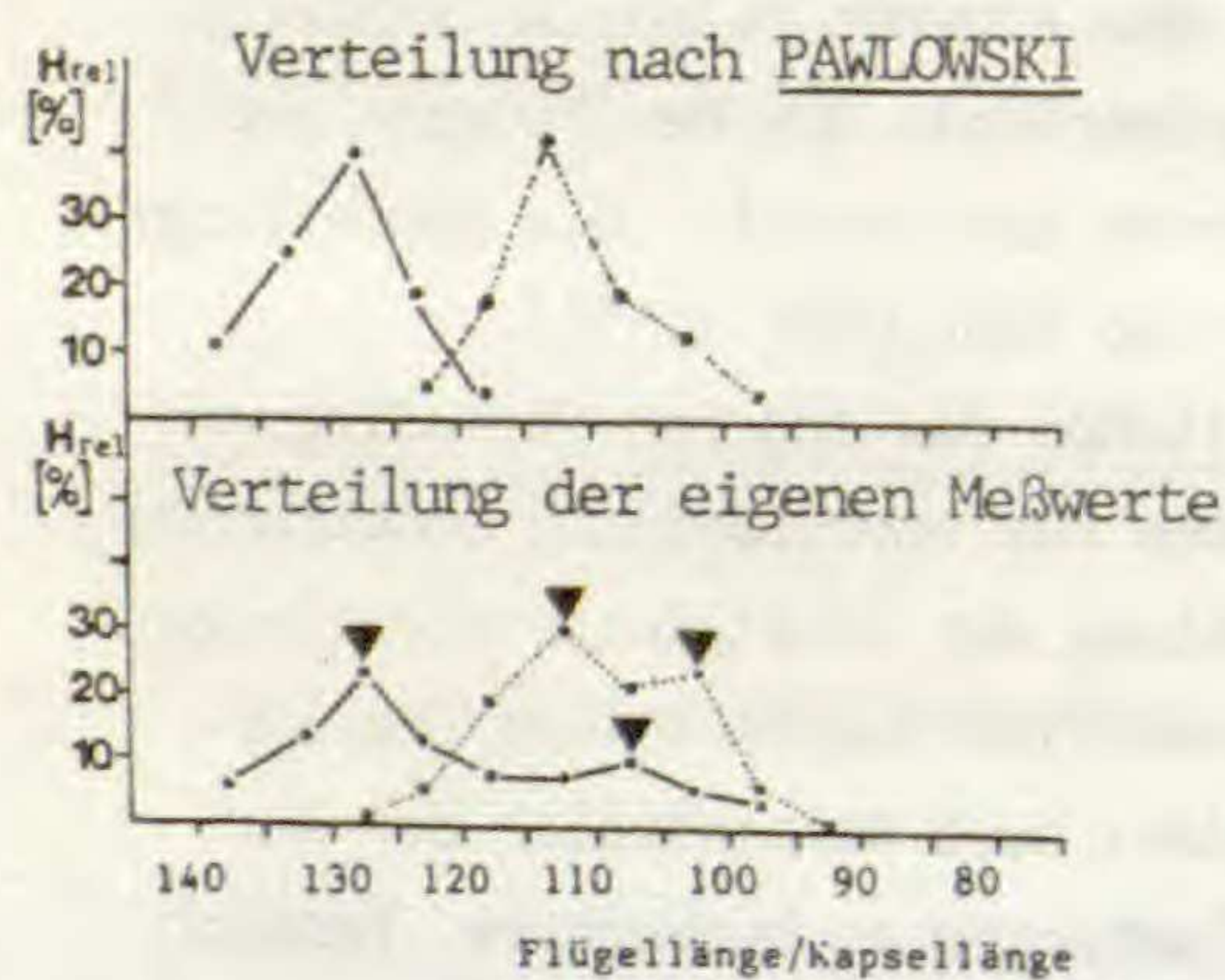
Fransenzahl



Flügelänge



Flügelbreite



Flügel/Kapsel

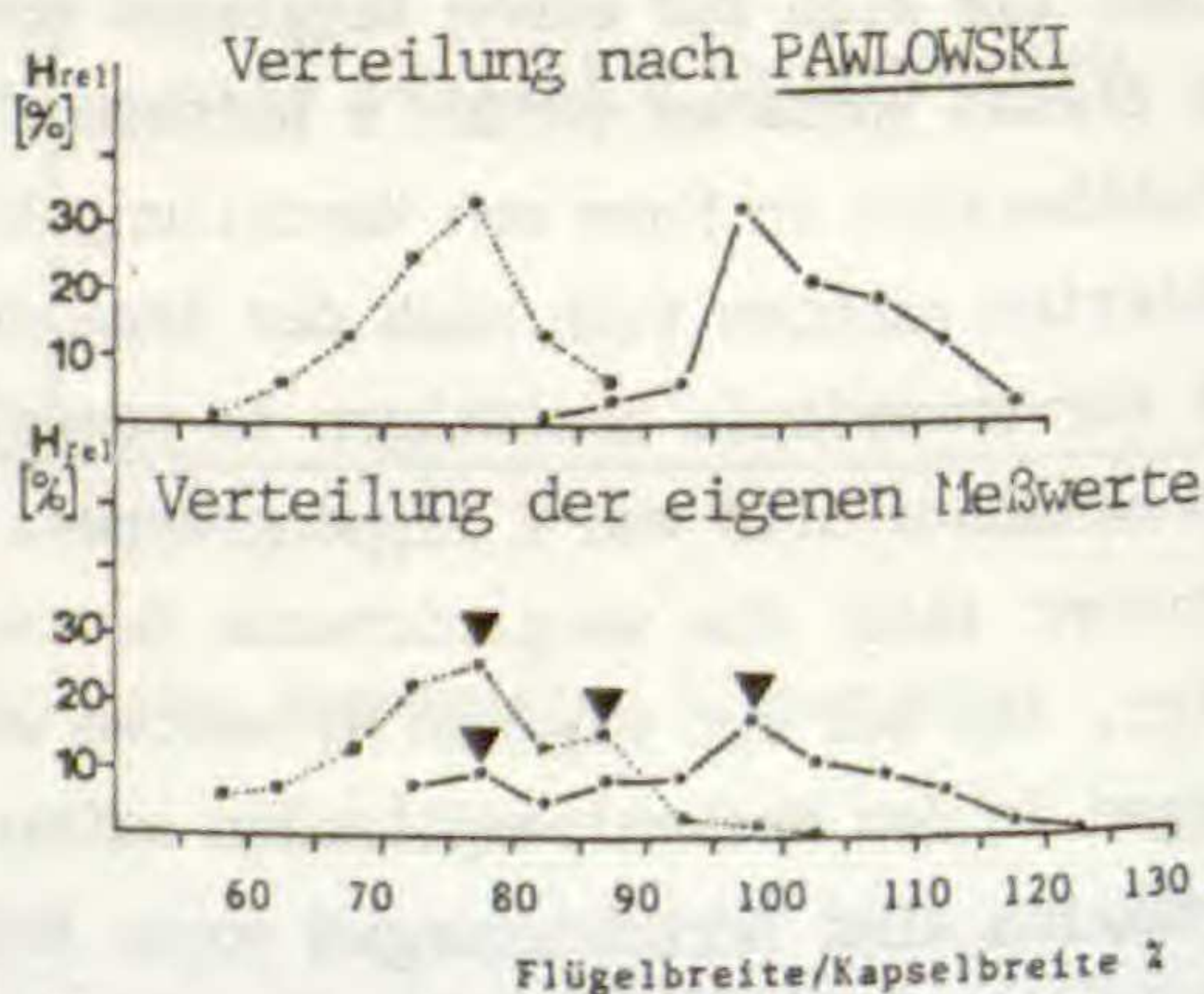


Abb. 56. Vergleich der Verteilungskurven der eigenen Meßwerte (unten) mit den Angaben von PAWLOWSKI (1958;oben). Ausgezogene Linie = *P. vulgaris*, gestrichelte Linie = *P. oxyptera* (sensu PAWLOWSKI).



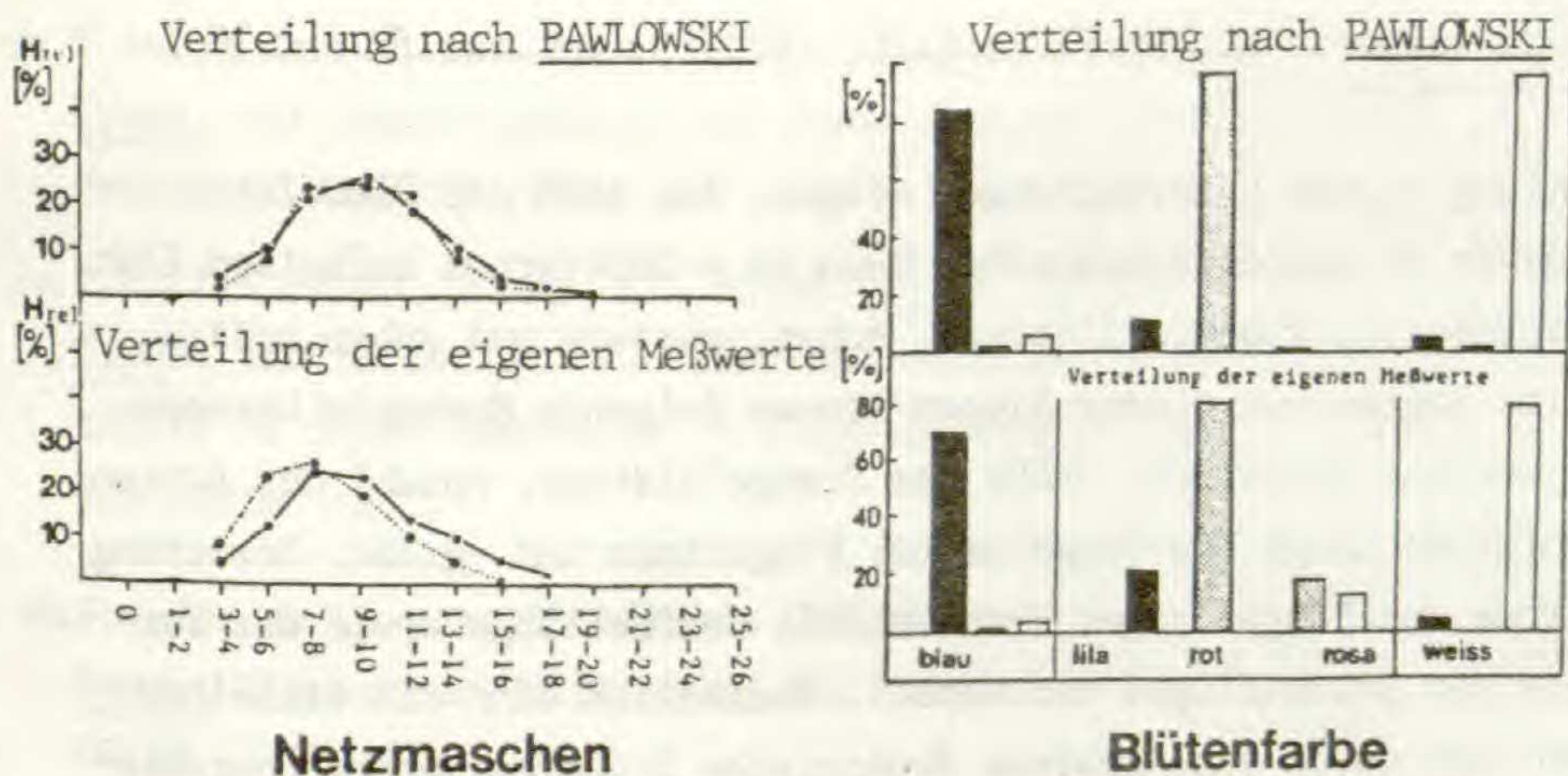


Abb. 57. Vergleich der Häufigkeitsverteilungen der eigenen Meßwerte (unten) mit den Angaben von PAWLOWSKI (1958; oben). Ausgezogene Linie = *P. vulgaris*, gestrichelte Linie = *P. oxyptera*. Im Histogramm bedeuten schwarze Felder = *P. vulgaris*, umrandete Felder = *P. oxyptera*, gerasterte Flächen = *P. comosa* (sensu PAWLOWSKI).

in dem fast deckungsgleichen Kurvenverlauf der Netzmaschenzahl dar. Hier anzuschließen wären auch die Verteilungen von Kronenlänge und Fransenzahl, die zwar deutlich getrennte Maxima aufweisen, deren Variationsbreite aber fast identisch ist. Demgegenüber lassen sich besonders signifikante Unterschiede in den Verteilungskurven der Flügelbreite, der Flügellänge sowie in der Blütenfarbe beobachten. Letzteres Merkmal wurde in Form von Histogrammen dargestellt. Hier sind vor allem die Übereinstimmungen mit den Angaben von PAWLOWSKI (1958) hervorzuheben. Von Bedeutung ist dabei vor allem die Fixierung von überwiegend blauen Blüten auf die *vulgaris*-Teilgruppe, während die *oxyptera*- Sippen durch vornehmlich weiße Blütenfarbe charakterisiert sind. Aus Gründen der Vollständigkeit wurde bereits in dieser Graphik auch *P. comosa* berücksichtigt, die durch überwiegend rote Blütentöne ausgezeichnet ist. Die von PAWLOWSKI (1958) nicht zuletzt aufgrund der Häufigkeitsverteilungen vorgenommene Gliederung in zwei Arten wird zwar nicht widerlegt, dennoch sprechen die wesentlich stärker überlappenden Merkmalsamplituden der eigenen Merkmalsverteilungen sowie die teilweise mehrgipfeligen Kurven für das aus den Merkmalsdiagrammen abgeleitete taxonomische Konzept.



Polygala vulgaris L., Sp.Pl.ed.1:702 (1753); excl.var.  $\beta$  und  $\gamma$  .

Die umfangreichen Untersuchungen zeigen, daß sich die Sammelart *P.vulgaris* im mitteleuropäischen Raum in 4 Unterarten aufteilen läßt: subsp.*vulgaris*, subsp.*calliptera*, subsp.*oxyptera* und subsp.*collina*. Für eine Abgrenzung dieser Sippen können folgende Merkmale herangezogen werden: Wuchsform; Größe der Stengelblätter; Anzahl der Blüten; Blütenfarbe; Länge des Tragblattes; Flügelform und -größe; Beziehung der Krone zur Flügellänge; Fransenzahl; Griffellänge sowie das Verhältnis der Fruchtflügel zur Kapsel. Zusätzlich sind die einzelnen Sippen auch durch eine gewisse ökologische Differenzierung charakterisiert; während die subsp.*vulgaris* und die subsp.*calliptera* vorwiegend basische Substrate besiedeln, finden sich die subsp.*oxyptera* und die subsp.*collina* bevorzugt auf sauren Unterlagen ein.

Polygala vulgaris L. subsp.*vulgaris*

Typus: Herbarium LINNÉ, Nr. 882.6. (vidi photo).

Synonyme:

= *P.montana* Opiz , Flora 5: 270 (1822).

Typus: Um Aumburg, Töpliz, OPIZ (PR).

= *P.vulgaris* L. var. *alpestris* KOCH, Syn. ed.1: 91 (1837).

Typus: Salzburger Alpen, Herbar KOCH (L).

= *P.vulgaris* L. var. *pseudoalpestris* GREN., Fl.Ch.Jurass. 1: 98 (1865).

Typus: Dans les sols sablonneux et siliceux; sur les calaires argilo-marneux, depuis les basses régions de la plaine jusque sur les cimes les plus élevées. Herbar GRENIER (P).

≡ *P.vulgaris* L. subsp. *pseudoalpestris* (GREN.) Rouy & FOUC., Fl.Fr. 3: 64 (1896).

≡ *P.pseudoalpestris* (GREN.) DALLA TORRE & SARNTH., Fl.Tirol. 6, 2: 762 (1909).



- = *P. vulgaris* L. var. *turfosa* CELAK., Prodr. Fl. Böhmen 3: 534 (1874).  
Typus: Auf dem Erzgebirge bei Pressnitz, auf torfigen Wiesen,  
Herbar CELAKOVSKY (PR).
- = *P. ballii* NYMAN, Consp. Fl. Europ. 1: 83 (1878).  
Typus: Ben Bulbin at 1200 feet and occurring occasionally on the  
cliffs of other mountains in Sligo, Barrington and Vowell, leg.  
BARRINGTON (CGE).
- = *P. vulgaris* L. var. *floribunda* CHODAT, Bull. Soc. Bot. Genève 1: 134 (1889).  
Typus: Winterthur, Wolfensberg bei Veltheim, 490m, 9.6.1885, leg. SIEG-  
FRIED (ZT!).
- = *P. vulgaris* L. var. *palustris* CHODAT, Bull. Soc. Bot. Genève 1: 138 (1889).  
Typus: Nördl. Ufer des Katzenssee, 28.5.1864, leg. BRÜGGER (ZT!).
- = *P. vulgaris* L. var. *pauciflora* CHODAT, Bull. Soc. Bot. Genève 1: 136 (1889).  
Typus: Irchel, au dessus de Dättlikon, 20.5.1861, leg. BRÜGGER (ZT!).

Bemerkungen: LINNE führt in Species Plantarum (1753) unter *P. vulgaris* noch zwei weitere Varietäten ( $\beta$  und  $\gamma$ ) auf, die aufgrund der Kurzdiagnose, sowie der beigegebenen Literaturzitate wohl auf die rosettenblättrigen Arten *P. calcarea* F.W. SCHULTZ und *P. amarella* CRANTZ bezogen werden können.

Beschreibung: Pflanze ausdauernd; - Wurzel + kräftig, gebogen, fein verzweigt, 3-8 cm lang, mit verdicktem Wurzelkopf; - Stengel zahlreich, am Grund verholzt, aufrecht, gerade, seltener aufsteigend oder niederliegend, 5-25 (30) cm hoch, oft mit vorjährigen, abgestorbenen Trieben, spärlich behaart oder kahl; - untere Blätter + klein, verkehrt-eiförmig bis elliptisch, 5-15 mm lang, bisweilen an der Basis gedrängt stehend; - obere Stengelblätter lanzettlich bis lineal-lanzettlich, spitz, 15-35 mm lang und 2-5 mm breit, allmählich nach oben hin an Größe zunehmend; - Blütenstand traubig, vielblütig, verlängert, + locker, zu Beginn der Anthese meist pyramidal, 3-12 cm lang, oft scheinbar einseitwendig; - Blüten tiefblau, seltener rötlich oder weiß; - Tragblätter breit-eiförmig, kurz zugespitzt, kahl, 0,8-1,8 (2,0) mm lang, länger als die beiden Vorblätter, so lang wie der Blütenstiel oder wenig kürzer; - Kelchblätter schräg abstehend, 2,8-4,0 (4,2) mm lang, dreinervig, etwa halb so lang



wie der geschlossene Teil der Krone;- Flügel verkehrt-eiförmig bis breit-elliptisch, am Grund + genagelt (Basiswinkel  $55-85^{\circ}$ ), abgerundet, (5,5) 6,0-8,5 (9,0) mm lang und 3,5-5,5 (5,5) mm breit;- Flügelnervatur geschlossen, mit 6-14 (18) Netzmaschen, Mediannerv von der Mitte an in 2-6 Äste verzweigt, Apikalnerven sowie die Basisnerven häufig durch Anastomosen mit den Lateralnerven verbunden, 2-4 Medianfelder ausbildend, Lateralnerven bogenförmig verlaufend, divergierend, mit 10-18 freien Ästen im Randbereich, die ihrerseits 1-4 übereinanderliegende Lateralfelder umschließen, vereinzelt mit 1-3 Kollateralfeldern;- Krone 6,5-9,5 (10,0) mm lang, der röhrlige Teil etwa so lang wie der freie, Kronblätter die Flügel deutlich überragend;- Krista schräg abstehend, mit 14-24 (30) Fransen, diese 3,0-4,0 mm lang, etwa die Flügellänge erreichend;- Griffel 2,8-3,5 mm lang, etwa so lang wie der Fruchtknoten, Narbe in der oberen Hälfte inseriert;- Kapsel verkehrt-herzförmig, am Grund abgerundet, kurz gestielt, 5,0-6,5 mm lang und 4,0-5,5 mm breit, die Flügel zur Fruchtzeit etwa so breit wie die Kapsel (FFB:KB=90-110 %) und deutlich länger (FFL:KL=105-120 %), breit geflügelt, mit 0,4-0,8 mm breitem Hautrand, Kelchblätter etwa 1/3 der Kapsellänge erreichend;- Samen eilänglich, dicht mit Langborsten besetzt, (2,2)2,4-2,8 (3,0) mm lang und 1,2-1,6 mm breit, Elaiosomlappen ungleich, die beiden Seitenlappen 0,7-1,2 mm lang und etwa 25-35 % der Samenlänge einnehmend.

Variabilität: *P. vulgaris* subsp. *vulgaris* zeigt im Vergleich zu den übrigen Taxa dieses Formenkreises das breiteste Variabilitätsspektrum. Diese ausgeprägte Plastizität wird, wie bei vielen weitverbreiteten Sippen, durch die wechselnden edaphischen Gegebenheiten sowie durch die unterschiedliche Höhenlage und Exposition des Standortes bedingt. Die Variabilität erfaßt in besonderem Maße die Merkmale des vegetativen Bereiches. Am auffälligsten sind die Unterschiede hinsichtlich der Wuchsform sowie in der Beblätterung (Anzahl, Dichte und Größe), die im wesentlichen von der Standortsqualität bestimmt werden. So zeigen Pflanzen schattiger und feuchter Stellen in ihrer Merkmalsausprägung eine deutliche Annäherung an *P. serpyllifolia*. Eine + niederliegende, ausgebreitete Wuchsform, fädige, dünne Stengel, schuppenförmige Grundblätter, stark vergrößerte und entfernt stehende Stengelblätter, lockere, wenigblütige Infloreszenzen sowie blasse Blütenfarben sind für solche Formen bezeichnend. Demgegenüber sind Pflanzen sonniger, trockener Standorte in ihren Merkmalen eher *comosa*-ähnlicher.



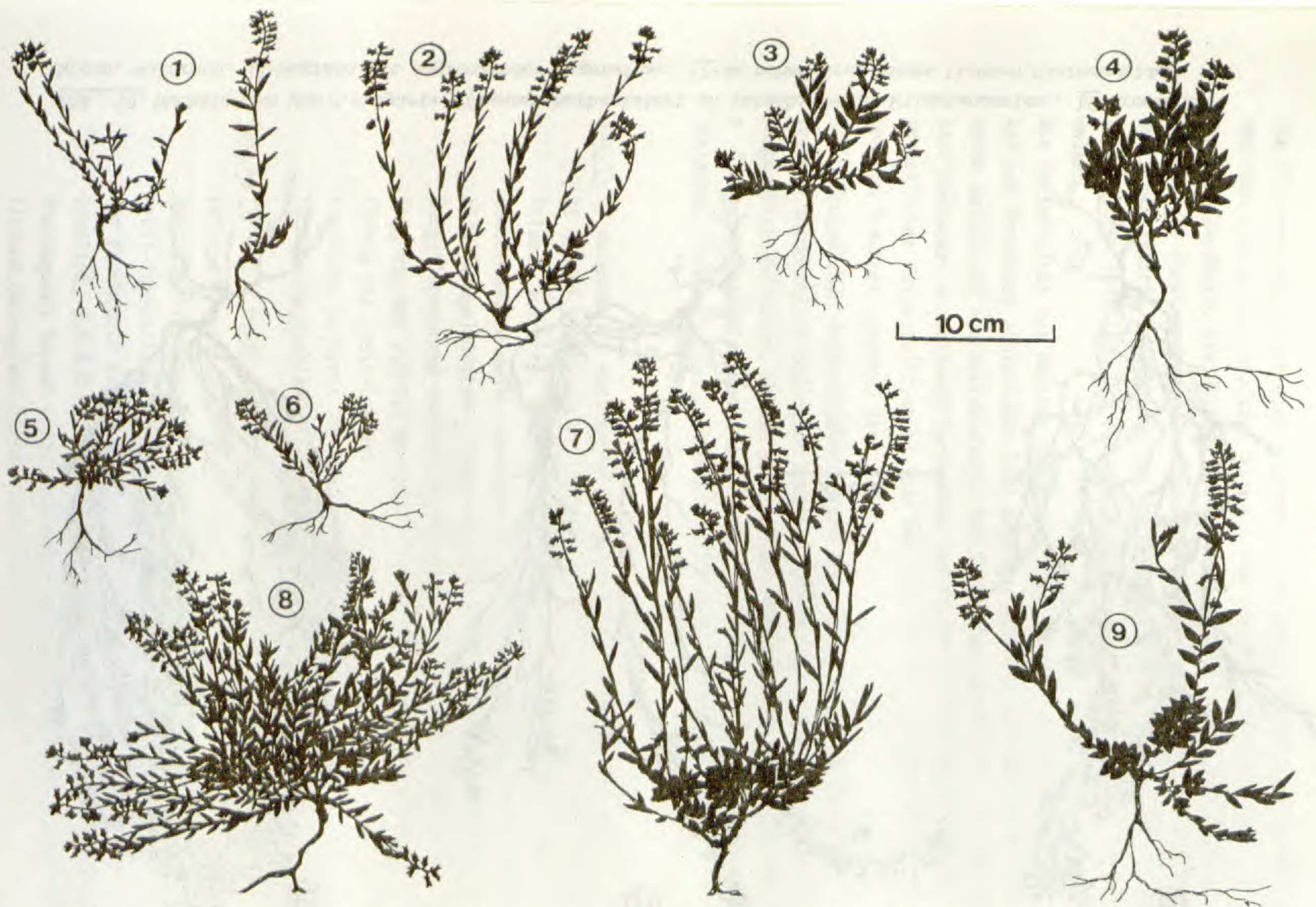


Abb. 58. Wuchsformen von *P. vulgaris*-Pflanzen, herbarisiert an verschiedenen Wildstandorten. 1-feuchte Wiese. 2- Heide. 3- kurzrasige Matten. 4- Dünen in Küstennähe. 5-Sandiger Hügel. 6-Magerrasen. 7-Halbtrockenrasen. 8- sonnige Straßenböschung. 9-steinige Böschung am Flußufer.



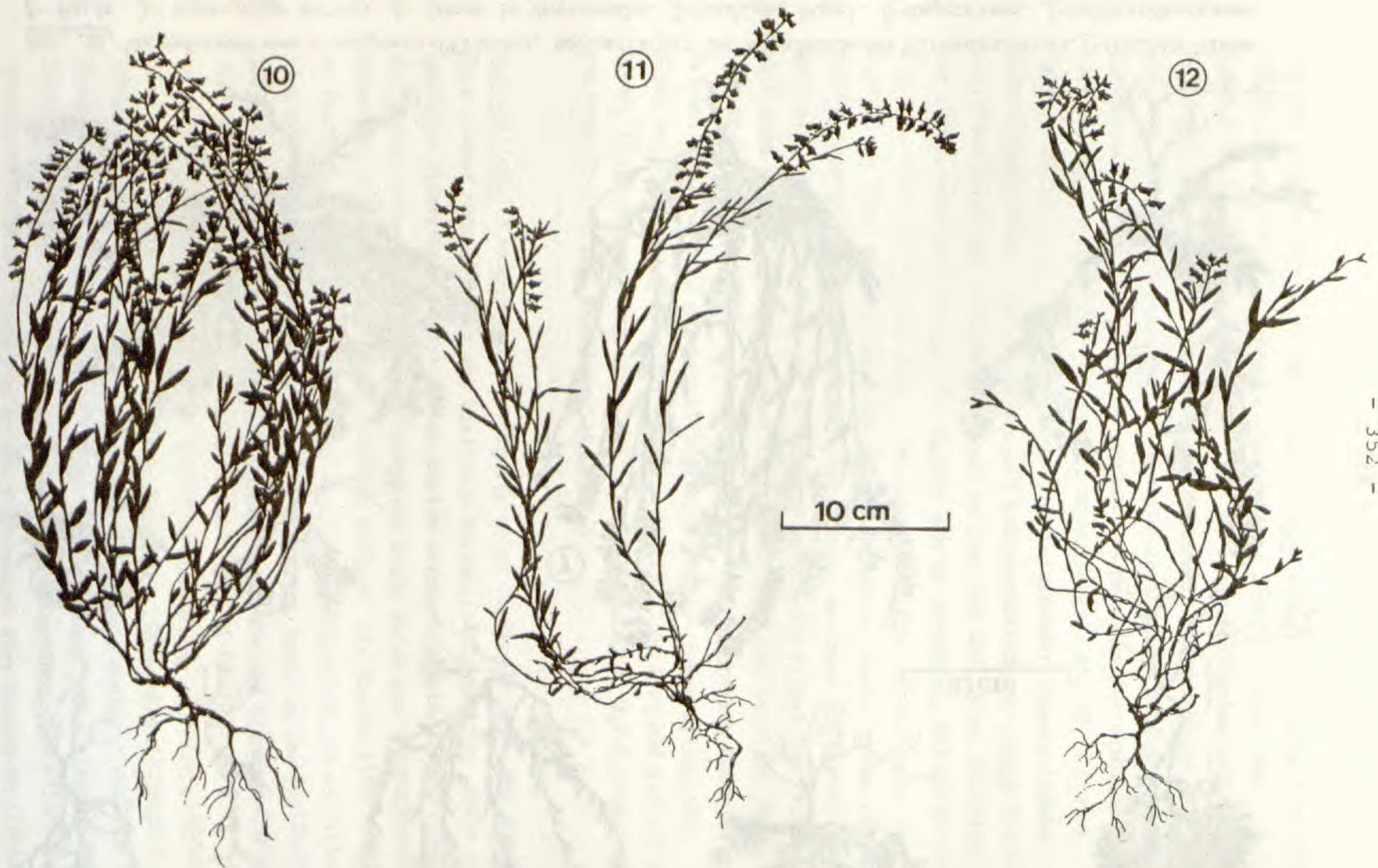


Abb. 59. Wuchsformen von *P. vulgaris*-Pflanzen, herbarisiert an verschiedenen Wildstandorten. 10-trockene Wiese, Waldrand. 11-Wegrain mit angrenzender Magerwiese. 12-im hohen Gras eines lichten Kiefernwaldes.



Die Pflanzen sind durch eine  $\pm$  kompakte, aufrechte Wuchsform ausgezeichnet, besitzen zahlreiche, kräftige Stengel, die Grundblätter sind häufig rosettenartig genähert, die übrigen Stengelblätter sind lineal-lanzettlich,  $\pm$  derb und dicht angeordnet, die Infloreszenzen vielblütig und die Blütenfarben kräftig ausgebildet. Bei den Blütenmerkmalen ist hinsichtlich der Variabilität lediglich auf die unterschiedliche Größe der Flügel hinzuweisen.

Die Variabilität des Habitus hat in der Vergangenheit nicht selten Anlaß zur Benennung zahlreicher Taxa gegeben, die aber, wie die Kulturversuche zeigen, nur standortsbedingte Modifikationen darstellen. In Abb. 58 sind besonders auffallende Varietäten und Formen in Form von Schattenprojektionen dargestellt, wobei jede Variante mit den entsprechenden Angaben zum Standort versehen ist.

Die umfangreichen Herbarstudien zeigen aber auch, daß neben den zahlreichen standörtlich bedingten Modifikationen, die im gesamten Verbreitungsgebiet auftreten, ebenso geographisch abgrenzbare Lokalrassen mit  $\pm$  fixiertem Merkmalsbestand existieren. Diesbezüglich sind folgende "Varianten" ("minor variants", BABCOCK 1947) hervorzuheben.

Var. 1- (*P. vulgaris* L. var. *major* KOCH, in RÜHLING, Deuschl. Fl. 1, 5: 71 (1839).)

Pflanze aufrecht, 20-35 cm hoch; Stengel kräftig, gerade, in der oberen Hälfte meist verzweigt, am Grund nur spärlich beblättert; alle Stengelblätter  $\pm$  breit-lanzettlich, vergrößert, bis 40 mm lang; Blütenstand vielblütig, verlängert; Tragblatt kahl, etwa so lang wie der 2,0-3,0 mm lange Blütenstiel, Flügel verkehrt-eiförmig bis breit-lanzettlich, stumpf, 7,5-8,5 (9,0) mm / 4,0-5,0 mm, tiefblau, so breit wie die Kapsel und etwa 1/3 länger.  
(Südwestdeutschland, Britischen Inseln, Südkandinavien).

Var. 2- (*P. ballii* NYMAN, Consp. Fl. Europ. 1: 83 (1878)).

Pflanze  $\pm$  gedrungen, 5-15 cm hoch,  $\pm$  halbstrauchig, aufrecht, dicht beblättert; untere Blätter klein, die oberen stark vergrößert, breit-lanzettlich, derb, dicht stehend; Blütenstand kompakt, auch zur Fruchtzeit kaum verlängert; Flügel breit-elliptisch bis rundlich, 6,0-8,0 mm / 4,0-5,5 mm, Kronblätter die Fransen deutlich überragend; Kapsel breit-geflügelt mit 0,5-0,9 mm breitem Hautrand.  
(Irland, Ostengland, Färöer Inseln, Südkandinavien).



Var.3- (*P. vulgaris* L. var. *pseudoalpestris* GREN, Fl.Ch.Jurass.1: 98 (1865)).  
Pflanze niedrig, 5-15 cm hoch; Stengel  $\pm$  kräftig, aufrecht, dicht beblättert; obere Stengelblätter breit-lanzettlich, auffallend vergrößert; Blütenstand kurz, dicht, fast kopfig; Tragblatt so lang wie der kurze Blütenstiel; Flügel verkehrt-eiförmig, stumpf, 5,5-7,5 mm/ 3,5-4,5 mm, tiefblau, auch zur Fruchtzeit  $\pm$  blaugrün überlaufen, wenig länger als die Kapsel und etwa so breit wie diese.  
(Pyrenäen, Alpen, Vogesen, Jura, Karpaten).

Var.4- (*P. vulgaris* L. var. *caespitosa* PERS., Syn.Pl.2: 271 (1806)).  
Pflanze niederliegend, ausgebreitet, rasenbildend; Stengel fädig, schlaff, verlängert; untere Blätter klein, schuppenförmig; obere Stengelblätter breit-lanzettlich, verlängert, sehr locker angeordnet; Blütenstand armblütig, locker; Blütenstiel verlängert, das Tragblatt etwas kürzer; Flügel breit-elliptisch, etwas zugespitzt, 6,0-7,5 mm/ 3,5-4,5 mm, länger als die Kapsel und wenig schmaler; Blüten meist bassblau.  
(Schlesien, Böhmen, Bayerischer Wald, Alpen-Täler).

Verbreitung (Karte, Abb. 60.): Das ausgedehnte Areal von *P. vulgaris* subsp. *vulgaris* erstreckt sich von der Iberischen Halbinsel und Italien nordwärts über Frankreich bis zu den Britischen Inseln und Mittelskandinavien, greift nach Osten bis Mittelrußland aus, schließt Teilgebiete der Ukraine ein und erfaßt im Südosten des Verbreitungsgebietes weite Teile der Balkanhalbinsel. Die Arealgrenzen im Süden, so etwa die Vorkommen auf Sizilien, auf den Balearen sowie in Nordafrika sind allerdings noch kritisch zu prüfen.

Standort: Planar, kollin bis subalpin (200-2200 m). Häufig auf mageren Weiden, an Wegböschungen, in lichten Wäldern sowie auf Kiesalluvionen. Seltener in Sumpfwiesen oder Flachmooren. Im Gebirge auf kurzrasigen Bergwiesen und an felsigen Stellen. Meist auf  $\pm$  tiefgründigen, trockenen nährstoffarmen und basenreichen Böden.



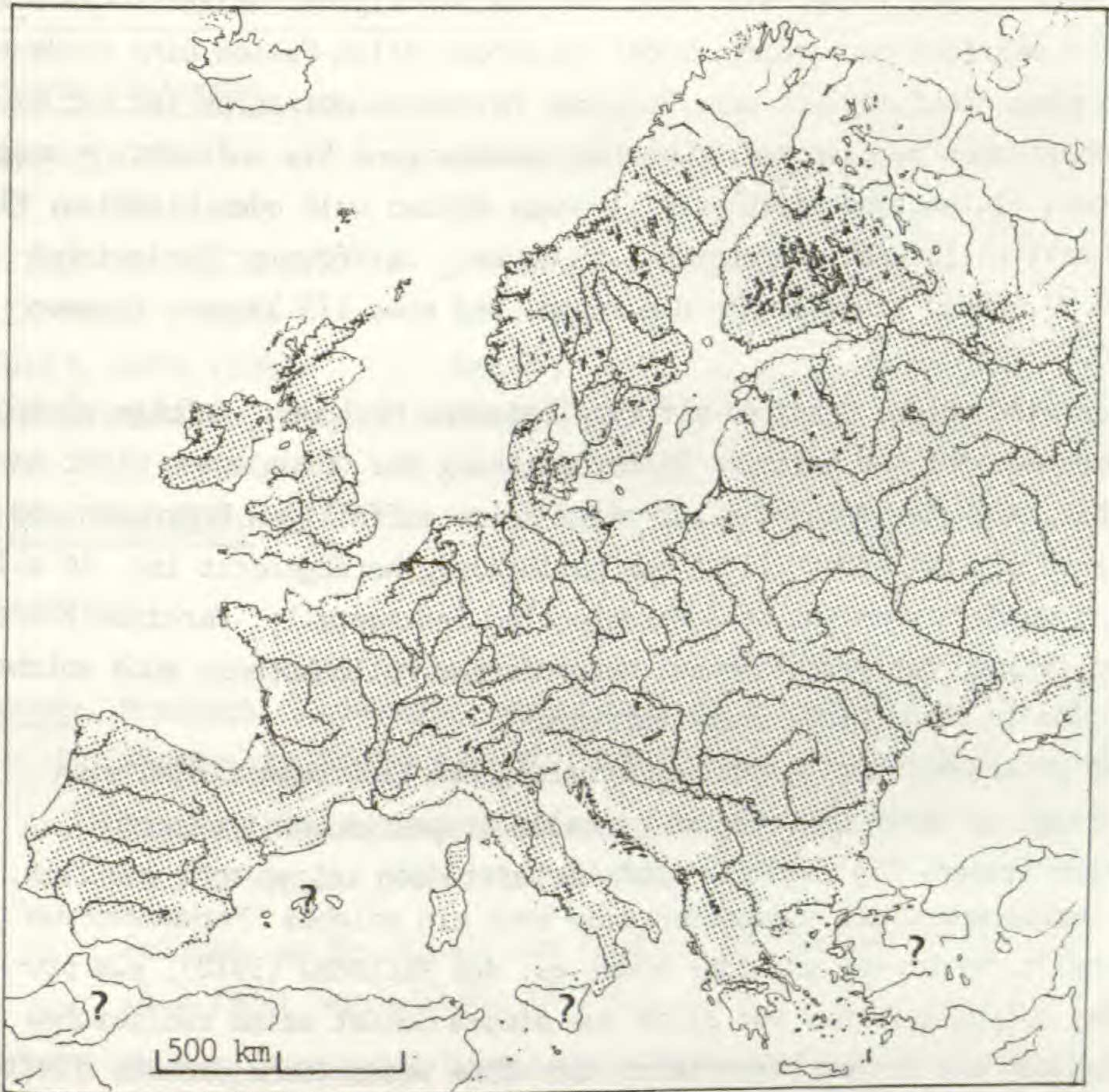


Abb. 60. Generalisierte Verbreitung von *Polygala vulgaris* subsp. *vulgaris*, nach HULTEN (1971), eigenen Herbarbelegen sowie den Angaben verschiedener Florenwerke.

#### Zwischenformen

Es wurde bereits bei der Besprechung der Streudiagramme darauf hingewiesen, daß die breiten Übergangszonen durch eine besonders ausgeprägte Heterogenität der Symbole charakterisiert sind. Die Mehrzahl der Individuen, die in diesem Bereich zu liegen kommen, zeichnen sich durch eine Merkmalskombination aus, die als mehr oder minder intermediär bezeichnet werden kann. Schon PAWLOWSKI (1958) sind diese Zwischenformen aufgefallen, die er als Hybriden aus *P. vulgaris* x *P. oxyptera* deutete. Entsprechend



kritische Formen ließen sich auch während der eigenen Gelände- und Herbarstudien mehrfach beobachten, wobei in nahezu allen Fällen eine eindeutige Bestimmung nicht möglich war. Folgende Merkmalskombination ist für diese Zwischenformen bezeichnend: Wuchsform aufsteigend bis aufrecht,  $\pm$  ausgebreitet; Blütenstand vielblütig, locker; Blüten weiß oder blaßblau; Flügel breit-elliptisch, zugespitzt, am Grund  $\pm$  keilförmig (Basiswinkel  $50-70^{\circ}$ ), wenig schmaler als die Kapsel und etwa  $1/3$  länger; Fransen 12-20.

Leider sind solche Bastarde mit zytologischen Methoden, infolge gleicher Chromosomenzahl und geringer Differenzierung der Chromosomen nicht nachweisbar. Auch der Meioseverlauf zeigt keine auffälligen Störungen, so daß auch die Pollenfertilität nur geringfügig herabgesetzt ist. In allen Fällen wurde mindestens 80 % Normalpollen festgestellt. Vereinzelt treten neben einigen fehlgeschlagenen, deformierten Pollenkörnern auch solche auf, die in ihrer Größe stark variieren.

Diese Zwischenformen, vermutlich hybridogenen Ursprungs finden sich bevorzugt in jenen Gebieten, wo einzelne Sippen in unmittelbaren Kontakt treten. Die umfangreichen Herbarstudien zeigen sehr deutlich, daß insbesondere der südwestdeutsche Raum ein solches "Formenzentrum" darstellt. Nicht von ungefähr kommt es, daß FREIBERG (1910), ein profunder *Polygala*-Kenner vor allem aus diesem Gebiet seine zahlreichen Varietäten und Formen beschrieben hat. Eine wesentliche Ursache dürfte wohl darin zu sehen sein, daß in diesem Bereich westeuropäisch-atlantische Sippen einstrahlen, östlich-kontinentale Elemente ihre westliche Verbreitungsgrenze erreichen und auch der Einfluß submediterraner Sippen noch zum Tragen kommt. Das hat zur Folge, daß in unterschiedlichem Maße Merkmalsintrogressionen wirksam werden, die eine sprunghafte Zunahme der Variabilität bewirken. Die im Gegensatz zur *P. amara*-Gruppe wesentlich stärkere Fixierung auf Entomogamie wirkt sich diesbezüglich besonders fördernd aus. In dieses Bild fügen sich auch die Untersuchungen von THOLL (1982) nahtlos ein, die durch umfangreiche statistische Analysen an zahlreichen saarländischen Populationen versuchte, die von PAWLOWSKI (1958) vorgegebene Trennung in 2 Arten, nachzuvollziehen. Ihre Ergebnisse lassen sich dahingehend zusammenfassen, daß sich im Saarland zwar Pflanzen finden, die überwiegend der *P. vulgaris* bzw. *P. oxyptera* nach PAWLOWSKI ähneln, aber weitaus häufiger Übergangsformen auftreten, bei denen sowohl *P. vulgaris*-typische als auch *P. oxyptera*-spezifische Merkmalsausprägungen kombiniert auftreten.



## Karyologisch untersuchte Pflanzen

### Frühere Zählungen:

WULFF (1937)	2n= 48-56;
LÖVE & LÖVE (1944)	2n= ca. 70;
MATTICK (in TISCHLER, 1950)	2n= 28-32; ca. 56;
GLENDINNING (1960)	2n= 68;
LEWIS & DAVIS (1962)	2n= 24;
MALECKA (1981)	2n= 34;

### Eigene Zählungen:

#### Deutschland

- Bayern: Miesbach, Taubenberg, zwischen Gotzing und Oberwarngau; Sumpfwiese; ca. 800 m; 9.8.1980; leg.G.HEUBL; (P-134).....2n=68
- München, Hochbrück, unweit der Schießanlage; Kiefernwald; 15.8.1980; ca. 500 m; leg.G.HEUBL; (P-146).....2n=68
- Kelheim, an der Straße zum Kloster Weltenburg; ca. 340 m; 15.8.1980; leg.G.HEUBL; (P-150).....2n=68
- Neuburg vorm Wald, Bayerischer Wald, bei Alletsriet; Lärchenwald; ca. 600 m; 16.8.1980; leg.G.HEUBL; (P-153).....2n=68
- Cham, Bayerischer Wald, bei Urleiten; Halbtrockenrasen; ca. 400 m; 16.8.1980; leg.G.HEUBL; (P-154).....2n=68
- Bodenmais, Bayerischer Wald, an der Straße zum Hochzellberg; ca. 850 m; 16.8.1980; leg.G.HEUBL; (P-155).....2n=68
- Bischofsmais, Bayerischer Wald, an der Abzweigung nach March; ca. 850 m; 16.8.1980; leg.G.HEUBL; (P-156).....2n=68
- Spiegelau, Bayerischer Wald, Auffahrt zum Rachelparkplatz; ca. 300m; 17.8.1980; leg.G.HEUBL; (P-161).....2n=68
- Grafenau, Bayerischer Wald, am Weg von Rosenau nach St.Oswald; Waldrand; ca. 650 m; 17.8.1980; leg.G.HEUBL; (P-164).....2n=68
- Oberpfalz, Neustadt an der Waldnaab, am Föhrenbühl bei Grötschenreuth ndl. Erbendorf; Serpentin; 13.6.1980; leg. LIPPERT & MERXMÜLLER; (P-24).....2n=68



- Bayern: Fichtelgebirge, Bischofsgrün, an der Straße zum Ochsenkopf;  
Trockenrasen; ca. 800 m; 17.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-53)..... 2n=68
- Neuburg a.D., Burheim, Ortlfing; Straßenböschung; ca. 400 m;  
15.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-43)..... 2n=68
- Nördlingen, Ries, Tiefental, zwischen Hürnheim und Schmähingen;  
ca. 400 m; 8.7.1981; leg.G.HEUBL & R.FISCHER; (P-338)..... 2n=68
- Allgäu, Immenstadt, am Weg vom Mittagkogel zum Stuiben; Umge-  
bung der Sesselliftstation; ca. 1450 m; 22.7.1981; leg.G.HEUBL;  
(P-342)..... 2n=68
- Oberfranken, Kr.Rehau, Wojaleite westl. Wurlitz; Serpentin;  
ca. 580 m; 13.6.1980; leg.W.LIPPERT & H.MERXMÜLLER; (P-220)  
..... 2n=68
- Oberaudorf, am Aufstieg zum Brünstein, hinter dem Hocheck;  
ca. 900 m; 4.7.1981; leg.G.HEUBL; (P-335)..... 2n=68
- Inzell, an der Straße zum Frillensee, Abzweigung Breitmoos;  
ca. 450 m; 3.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-233)..... 2n=68
- Tegernsee, am Weg vom Wallberg zum Setzberg; ca. 1600 m; 26.7.1981;  
leg.W.LIPPERT; (P-347)..... 2n=68
- Rosenheim, Chiemgauer Berge, Aufstieg zum Heuberg; ca.1100 m;  
30.5.1982; leg.M.ERBEN; (P-372)..... 2n=68
- Bad Tölz, Längental bei Arzbach; am Weg zur Enzianhütte, ca.1000m;  
10.6.1982; leg. G.HEUBL; (P-376)..... 2n=68
- Garmisch-Partenkirchen, kurz nach Oberau; Sumpfwiese; ca. 700 m;  
30.7.1980; leg.G.HEUBL; (P-121)..... 2n=68

- Baden-Württemberg: Schwarzwald, Kandern, hinter der Abzweigung zur Burg  
Bürgeln; lehmiger Hang; 25.6.1980; leg. G.HEUBL; (P-76)..... 2n=68
- Schwarzwald, Badenweiler, an der Straße zum Belchen, bei Kohl-  
garten; ca. 1000 m; 25.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-77)..... 2n=68
- Schwarzwald, Uferstraße am Titisee; ca. 1000 m; 25.6.1980;  
leg.G.HEUBL; (P-78)..... 2n=68



Baden Württemberg: Donaueschingen, Steinbruch bei Wolterdingen; ca. 720 m;

25.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-79)..... 2n=68

-- Überlingen, Linzgau, zwischen Betenbrunn und Wintersulgen;  
Trockenrasen; ca. 780 m; 25.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-87)..... 2n=68

-- Lindau, kurz nach Unterreitnau; Sumpfwiese; ca. 400 m; 27.6.1980;  
leg.G.HEUBL; (P-90)..... 2n=68

-- Heilbronn, Stromberg, zwischen Häfnerhaslach und Schlierkopf;  
Waldrand; ca. 400 m; 22.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-66)..... 2n=68

-- Schwarzwald, Wildbad, an der Abzweigung zum Christophshof;  
Straßenrand; ca. 840 m; 22.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-68)..... 2n=68

-- Schwarzwald, Zell, kurz vor Oberharmersbach, Fettwiese; ca. 750 m;  
22.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-69)..... 2n=68

Rheinland Pfalz: Cochem, am Ortsausgang von Lahr; Straßenrand; ca. 350 m;  
20.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-62)..... 2n=68

-- Cochem, Karden, am Weg zur Burg Treis; ca. 400 m; 20.6.1980;  
leg.G.HEUBL; (P-61)..... 2n=68

## Österreich

Vorarlberg: Feldkirch, zwischen Koblach und Meiningen; Sumpfwiese; ca.  
450 m; 27.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-91)..... 2n=68

-- Frastanz, am Weg nach Gurtis; ca. 500 m; Trockenrasen; 28.6.1980;  
leg.G.HEUBL; (P-92)..... 2n=68

Tirol: Achenkirch, Hänge westl. des Ortes am Achenbach; ca. 800 m;  
12.7.1980; leg.G.HEUBL; (P-108)..... 2n=68

-- Tuxer Voralpen, Zillertaler Höhenstraße, Auffahrt zur Hirsch-  
bichlalm; ca. 1500 m; 13.7.1980; leg.E.ALBERTSHOFER; (P-111)  
..... 2n=68

-- Innsbruck, Inntal, zwischen Zirl und Eigenhofen; Kiefernwäldchen;  
ca. 580 m; 30.7.1980; leg.G.HEUBL; (P-124)..... 2n=68

-- Innsbruck, Sellraintal, kurz vor Gries in Sellrain, beim Gasthof  
"Adlerhorst"; ca. 650 m; 30.7.1980; leg.HEUBL; (P-125)..... 2n=68



- Tirol: Innsbruck, Stubaital, an der Abzweigung von Milders nach Bärenbad, Bergwiese; ca. 1000 m; 31.7.1980; leg.G.HEUBL; (P-126)  
..... 2n=68
- Schwaz, Loas, am Weg vom Gamsstein zum Hochleger-Kellerjoch; Naunzalmgebiet; ca. 1700 m; 27.8.1981; leg.E.ALBERTSHOFER; (P-356)..... 2n=68
- Lofer, Litzl-Alm, in der Nähe des Zollhauses; ca. 1340 m; 4.10.1981; leg.E.ALBERTSHOFER; (P-361)..... 2n=68
- Reutte, Aufstieg zur Schneidspitze; ca. 1300 m; 28.6.1981; leg.E.ALBERTSHOFER; (P-339)..... 2n=68
- Matrei am Brenner, kurz vor Pifons; Lärchenwald; ca. 950 m; 20.5.1981; leg.G.HEUBL; (P-201)..... 2n=68
- Salzburger-Land: Golling, Kuchl, in der Nähe des Gallnlift; ca. 800 m; 4.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-238)..... 2n=68
- Hochkönig-Gebiet, kurz nach Mühlbach; Bergwiesen; ca. 1400 m; 4.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-243)..... 2n=68
- Oberösterreich: Völklabruck, zwischen Amplwang und Frankenburg; Straßenrand; ca. 650 m; 6.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-258)..... 2n=68
- Mühlviertel, Neufelden, am Weg zur Burg Pürnstern; ca. 520 m; 7.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-261)..... 2n=68
- Freistadt, bei Piberschlag, Bachufer; ca. 750 m; 8.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-263)..... 2n=68
- Niederösterreich: Lunz, Ütschergebiet, an der Abzweigung Lackenhof; am Weg zum Sessellift; ca. 650 m; 8.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-268)  
..... 2n=68
- Gloggnitz, Breitenstein, am Weg zur Klamm; ca. 480 m; 11.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-283)..... 2n=68
- Prein a.d.Rax, Preiner Gscheid; ca. 1000 m; 11.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-287)..... 2n=68



Steiermark: Alpsteig, in der Nähe der Abzweigung zum Rosegger-Geburts-  
haus; ca. 1050 m; 11.6.1981, leg.G.HEUBL; (P-288).....2n=68

-- Voitsberg, bei Hausdorf; Straßenböschung; ca. 350 m; 11.6.1981;  
leg.G.HEUBL; (P-291).....2n=68

-- Eibiswald, an der Straße nach St.Lorenzen; Bergwiesen; ca. 900 m;  
12.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-294).....2n=68

-- Schladming, Hochwurzen, an der Straße nach Pichl-Preunegg; ca. 1200m;  
5.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-245).....2n=68

Kärnten: Wolfsberg, Koralpe, an der Auffahrt nach Rieding, kurz vor der  
'Waldrast'; ca. 900 m; 12.6.1981, leg.G.HEUBL; (P-297).....2n=68

-- Ferlach, zwischen Maria Elend und St. Jakob; ca. 450 m; 13.6.1981;  
leg.G.HEUBL; (P-308).....2n=68

-- Turracher Höhe, an der Abzweigung der Kornockstraße nach Winkl,  
an der Teufelsbrücke; ca. 1100 m; 29.5.1981; leg.B.KÖPF & E.KRACH;  
(P-199).....2n=68

## Italien

Südtirol: Bozen, Oberbozen, Ritten, in der Nähe des Bahnhofes; ca. 1200 m;  
6.9.1980; leg.G.HEUBL; (P-180).....2n=68

-- Seiseralm-Gebiet, am Weg zum Schlern; ca. 1400 m; 8.9.1980;  
leg.G.HEUBL; (P-175).....2n=68

-- Ultental, kurz nach St. Nikolaus; Bachufer; ca. 1200 m; 11.9.1980;  
leg.G.HEUBL; (P-184).....2n=68

-- Latemar-Gruppe, an der Straße vom Lavaze-Paß nach Cavalese;  
Lärchenwald; ca. 1600 m; 12.9.1980; leg.G.HEUBL; (P-186)2n=68

-- Bozen, Eppan, am Weg vom Perdoning zur Burg Hocheppan; Kiefern-  
wald; ca. 550 m; 27.5.1981; leg.G.HEUBL; (P-226).....2n=68

-- Bozen, Ritten, Wiesen bei Dreikirchen und Briol; ca. 1300 m;  
27.7.1980; leg.G.HEUBL; (P-138).....2n=68



Schweiz

Graubünden, Flims, Umgebung von Waldhaus; ca. 800 m; 20.9.1981;  
leg.G.HEUBL; (P-359)..... 2n=68

Frankreich

Elsass: Vogesen, zwischen Kayzersberg und dem Col du Bonhomme, kurz  
nach Orbey; sandige Böschung; ca. 500 m; 24.6.1980; leg.G.HEUBL;  
(P-71) ..... 2n=68

-- Vogesen, am Col du Wettstein, felsige Hänge; ca. 1000 m; 24.6.1980;  
leg.G.HEUBL; (P-72)..... 2n=68

-- Sundgau, Ferrette, Jurahänge, am Weg zur Burg; 24.6.1980;  
leg.G.HEUBL; (P-74)..... 2n=68

Schweden, Öland, Hagapark, NW St.Frö; 2.6.1982; leg.K.P.BUTTLER (★)  
..... 2n=68

UDSSR, Kaluga, in valle fluv.Nara prope viam Podolsk-Obninsk; 12.7.1977;  
A.K.SKVORTSOV (★)..... 2n=68



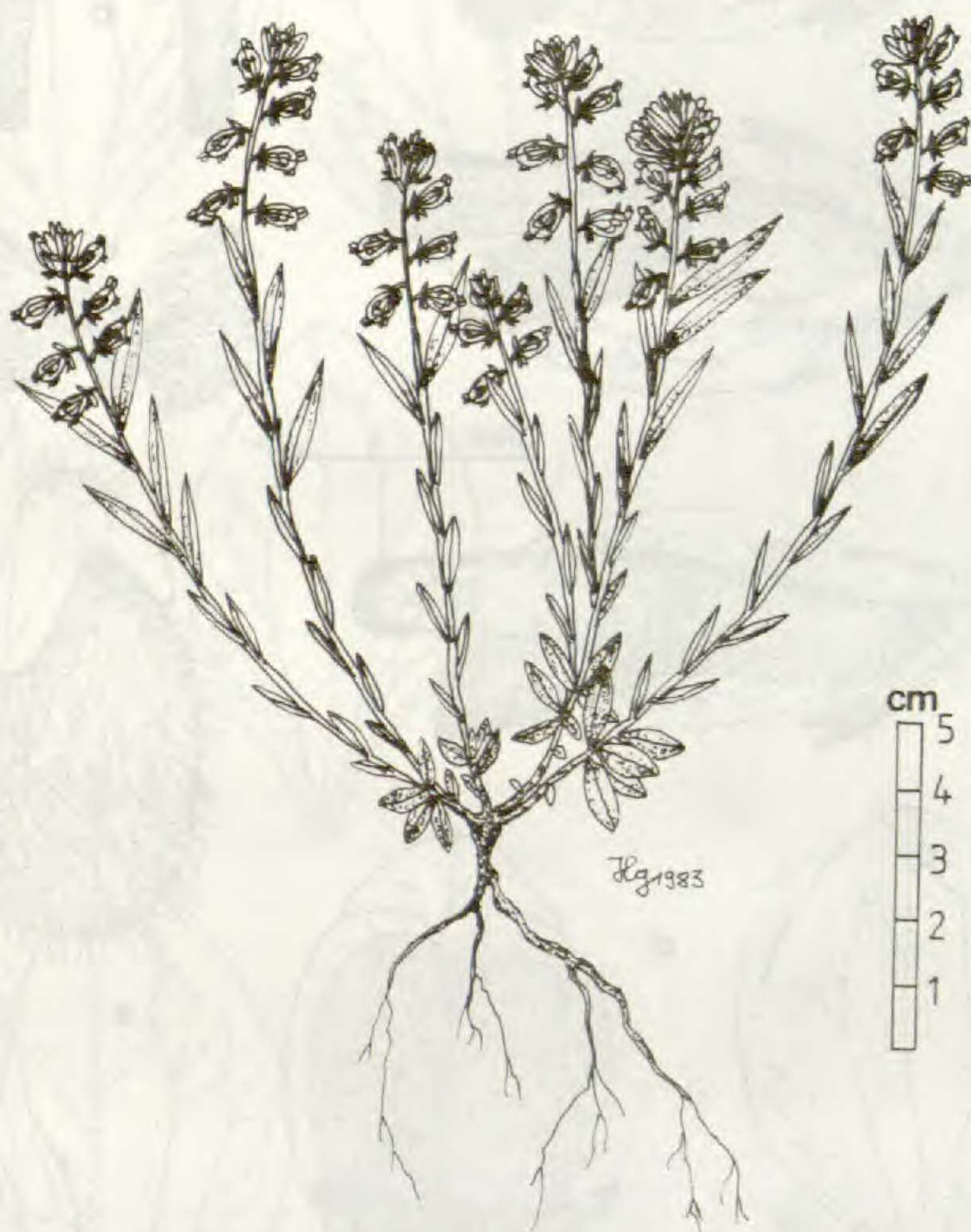


Abb. 61. *Polygala vulgaris* subsp. *vulgaris*



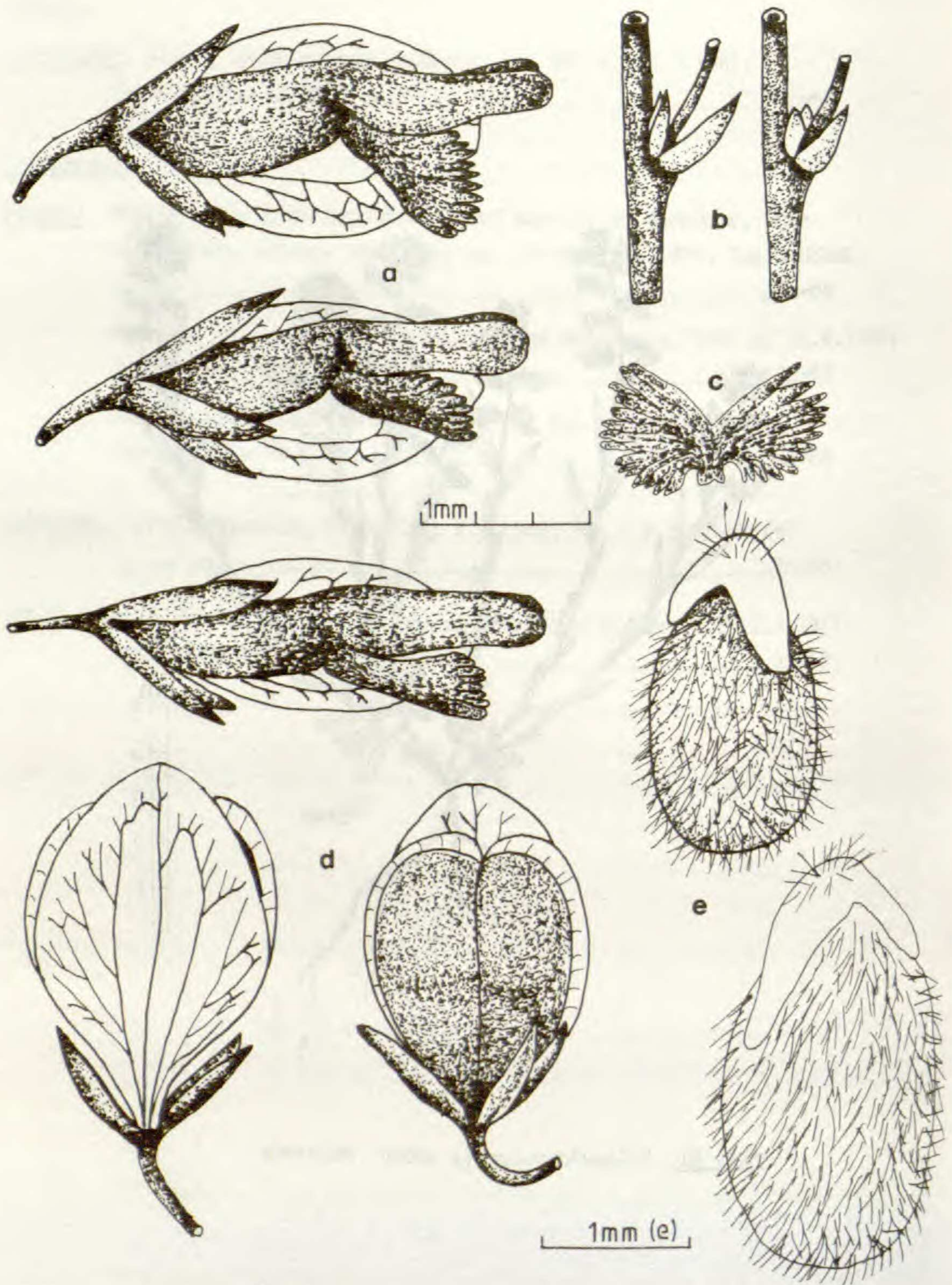


Abb. 62. *Polygala vulgaris* subsp. *vulgaris*. a-Blüte, Seitenansicht. b-Tragblatt, Vorblätter, Blütenstiel. c-Kronblattanhängsel. d-Kapsel. e-Samen.



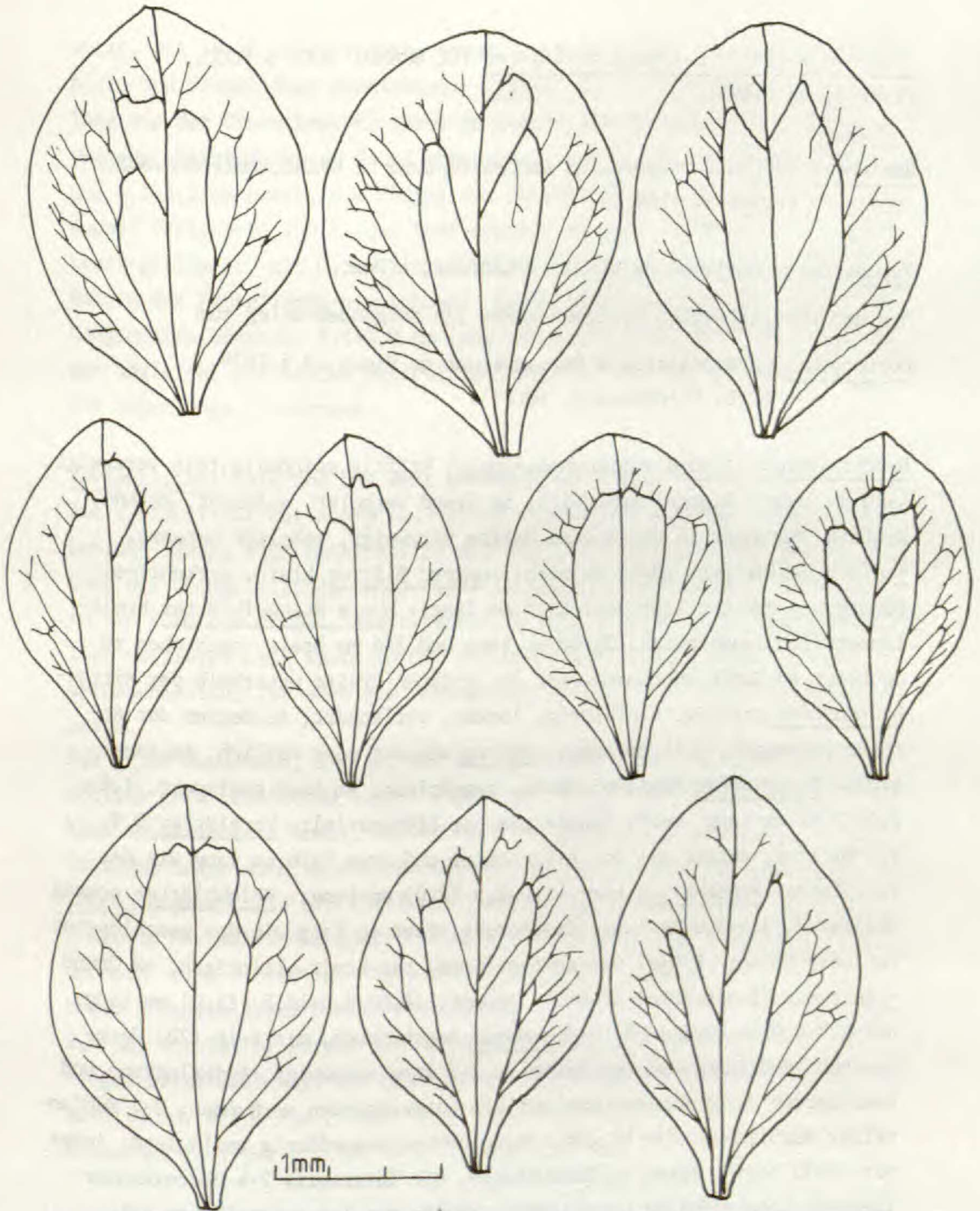


Abb. 63. *Polygala vulgaris* subsp. *vulgaris*. Flügel und Flügelnervatur.



Polygala vulgaris L. subsp. calliptera (LE GRAND) ROUY & FOUC.,  
Fl.Fr.3: 63 (1896).

Basionym: Polygala vulgaris L. var. calliptera LE GRAND, Bull.Soc.Bot.  
Fr.28: 54 (1881).

Typus: Gard, environs de Vigan, à Lasfous, à Bez.

Aus den oben zitierten Syntypen wähle ich folgenden Beleg zum

Lectotypus: Gard, prairies à Bez, environs du Vigan, 19.5.1879,  
Herb. M.Anthouard, (CLF!).

Beschreibung: Pflanze ausdauernd; Wurzel kräftig, spindelig, fein verzweigt, 4-10 cm lang; Stengel zahlreich, am Grund verholzt, aufrecht, gerade, kräftig, mitunter in der oberen Hälfte verzweigt, spärlich behaart, + dicht beblättert, 20-40 cm hoch; untere Blätter klein, verkehrt-eiförmig bis breit-elliptisch, 8-15 mm lang; obere Stengelblätter breit-lanzettlich, zugespitzt, 25-40 mm lang und 3-6 mm breit, nach oben zu deutlich an Größe zunehmend, mit der größten Breite unterhalb der Mitte; Blütenstand traubig, vielblütig, locker, verlängert, zu Beginn der Anthese pyramidal, 5-15 cm lang; Blüten violett oder rötlich, seltener blau; Tragblätter breit-eiförmig, zugespitzt, am Rand gewimpert, 1,6-2,4 (2,6) mm lang, wenig länger als der Blütenstiel; Vorblätter 0,9-1,3 mm lang, kürzer als der Blütenstiel und etwa halb so lang wie das Tragblatt; Blütenstiel kurz, 1,0-1,5 (2,0) mm lang; Kelchblätter schräg abstehend, 3,5-5,0 mm lang, dreinervig, fast so lang wie der geschlossene Teil der Krone; Flügel verkehrt-eiförmig bis breit-elliptisch, am Grund + genagelt (Basiswinkel  $55-80^{\circ}$ ), stumpf, (8,0) 8,5-10,5 (11,0) mm lang und 4,5-6,0 mm breit; Flügelnervatur geschlossen, mit 8-16 (20) Netzmaschen, Mediannerv ab der Mitte in 2-7 Äste verzweigt, Apikalnerven und Basisnerven durch Anastomosen mit den Lateralnerven verbunden, 2-4 Medianfelder ausbildend, die beiden Lateralnerven bogenförmig verlaufend, jeder mit 10-25 freien Ästen im Randbereich, die ihrerseits 2-4 übereinanderliegende Lateralfelder umschließen, häufig mit 1-4 zusätzlichen Kolateralfeldern; Krone 8,5-10,5 mm lang, der röhrige Teil etwa so lang wie der freie, Kronblätter so lang wie die Flügel; Krista deutlich abge-



setzt, mit 18-30 (36) Fransen, diese 3,5-4,5 mm lang, etwa die Kronblatt und Flügellänge erreichend;- Griffel 2,5-3,5 mm lang, etwa so lang wie der Fruchtknoten, Narbe im oberen Drittel inseriert;- Kapsel verkehrt-herzförmig, am Grund abgerundet, kurz gestielt, 5,5-7,5 mm lang und 4,5-5,5 mm breit, die Flügel zur Fruchtzeit etwa so breit wie die Kapsel (FFB:KB=95-105 %) und fast doppelt so lang (FFL:KL=125-150 %), breit-geflügelt, mit 0,5-0,7 mm breitem Hautrand, Kelchblätter fast die Hälfte der Kapsellänge erreichend;- Samen länglich-eiförmig, dicht mit Langborsten besetzt, 2,5-3,0 mm lang und 1,3-1,6 mm breit, Elaiosomlappen ungleich, die beiden Seitenlappen 0,8-1,1 mm lang und etwa 30-35 % der Samenlänge einnehmend.

Variabilität: Aufgrund des sehr geringen Herbarmaterials ist es schwierig, die Variabilität der subsp. *calliptera* zu beurteilen. Geringfügige Unterschiede lassen sich hinsichtlich der Wuchshöhe sowie in der Ausgestaltung der Stengelblätter beobachten; Im Blütenbereich sind Abweichungen in der Form der Flügel, die zwischen verkehrt-eiförmig und breit-lanzettlich variieren kann sowie in der Kelchblattlänge festzustellen. Sehr unterschiedlich ist auch die Bewimperung einzelner Blütenorgane ausgeprägt.

Die große Wuchshöhe, die Art der Beblätterung sowie die großen, häufig rötlich getönten Blüten lassen ebenso wie das in den submediterranen Raum ausgerichtete Areal, Beziehungen zur *P. nicaeensis*-Gruppe erkennen. Verwechslungen sind am ehesten mit der subsp. *gariodiana* (JORDAN et FOURR.)

CHODAT gegeben, die ein ähnliches Verbreitungsgebiet besitzt. Folgende Merkmale, die spezifisch für die subsp. *calliptera* sind, sollten dennoch eine eindeutige Abgrenzung ermöglichen: Pflanze spärlich behaart, obere Stengelblätter breit-lanzettlich, Tragblatt breit-eiförmig, unter 2,5 mm, Vorblätter kürzer als der Blütenstiel, Blütenstand nicht schopfig, Flügel breit-eiförmig, mit geschlossener Nervatur, 8-16 (20) Netzmaschen ausbildend, Krone die Flügel nicht überragend, Kapsel breit-geflügelt, Samenanhängsel nur 1/3 der Samenlänge erreichend.



Verbreitung: Das Areal von *P. vulgaris* subsp. *calliptera* erstreckt sich von den Randlagen der Pyrenäen über die Berge des Zentralmassivs (Cevennen) nordwärts bis zur Westschweiz, erfaßt Teile des Juras und strahlt bis in die Oberrheinische Tiefebene aus.

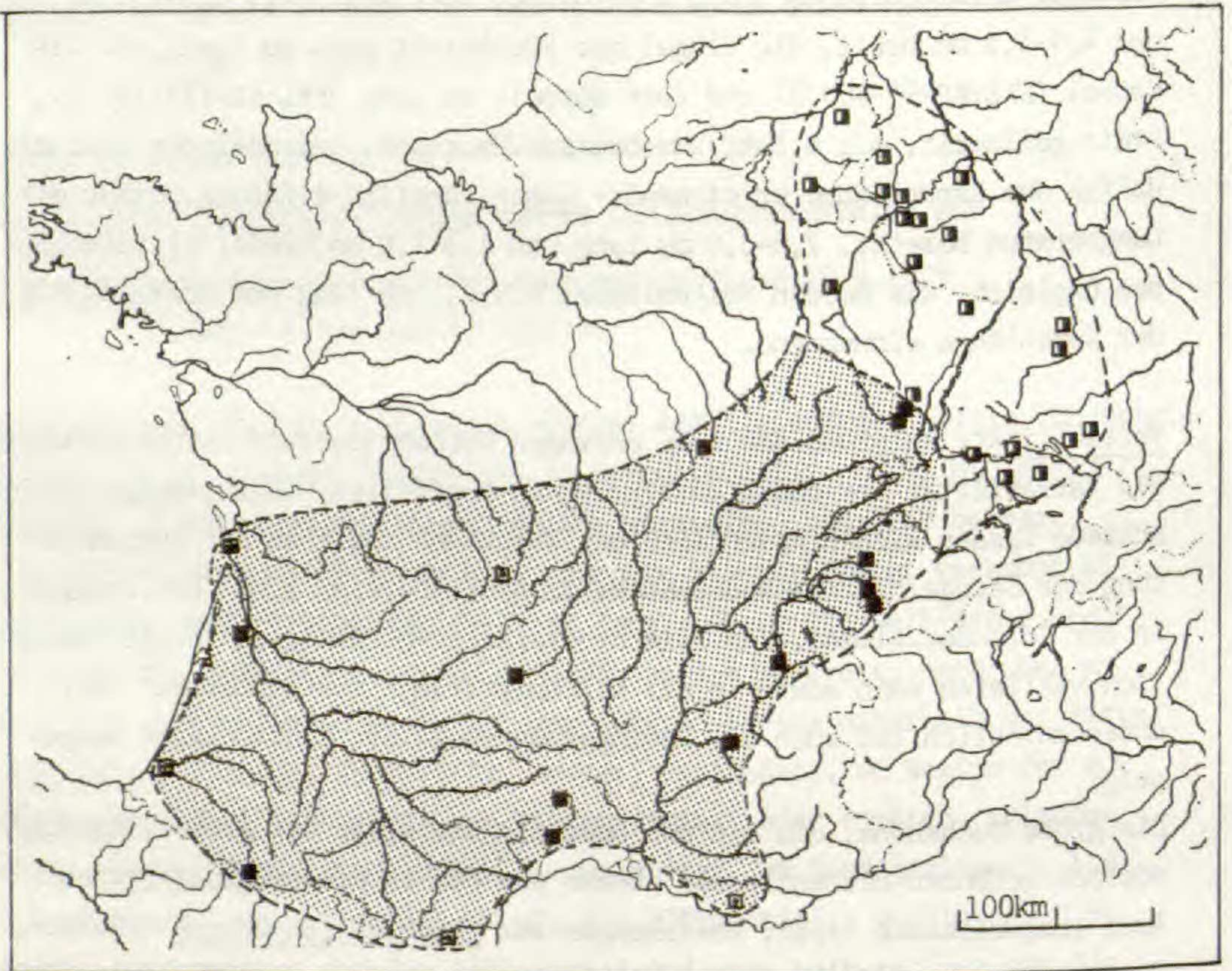


Abb. 64. Verbreitung von *Polygala vulgaris* subsp. *calliptera* (■). Neben Literaturangaben (□) sind auch die Fundorte von *Polygala vulgaris* subsp. *vulgaris* var. *major* KOCH eingezeichnet (▣).

Standort: Kollin bis montan (400-1200 m). In Trockenrasen, auf Wiesen sowie an Waldrändern. Meist auf trockenen,  $\pm$  flachgründigen, kalkreichen Böden.



Karyologisch untersuchte Pflanzen

Frühere Zählungen:

Keine

Eigene Zählungen:

Frankreich

- Elsass: Vogesen, an der Straße vom Gr. Ballon nach Thann; Bucherwald;  
ca. 890 m; 24.6.1980; leg. G. HEUBL (P-73)..... 2n=68  
-- Vogesen, vom Fischbächle zum Le Hohneck; ca. 900 m; 24.6.1980;  
leg. G. HEUBL (P-74)..... 2n=68

Gesehene Belege:

Frankreich

Hautes-Pyrénées, Gedre, 1898, BORDERE (G); Gironde, Landes, de Pierroton  
à Toctoneau, 1901, NEYRAUT (G); Terrain calcaire au pied de la  
Tessone pres Bez, 1894, ESPAGNE (CLF); Gard, Bez, 1914, BRAUN (ZT);  
Gard, Avigas, 1913, BRAUN (ZT); Col de la Sereyrede, Aigoual, 1960,  
LANDOLT (ZT); Herault, St. Guilhem le Desert, 1960, LANDOLT (ZT);  
Cantal, Puy Mary, Breche de Roland, 1500 m, 1954, MERXMÜLLER (M);  
Var, Novier, 1901, ALBERT (M); Cote d'Or, Flavigny sur Ozerain, 1913,  
DESPLANTES (M); Gironde, le "Haillon", 1928, JALLU (ZT); Elsass,  
Vogesen, vom Fischbächle nach dem "Hohneck", 1906, FREIBERG (M);  
Jura, bois on mont de St. Alban, 1915, BRIQUET (G); Jura, Lottarar, sur  
Mormont, 1856, REUTTER (G); Jura, bois on Mont Arandon et Loncharbin,  
1826, LUCION (G).





Abb. 65. *Polygala vulgaris* subsp. *calliptera*



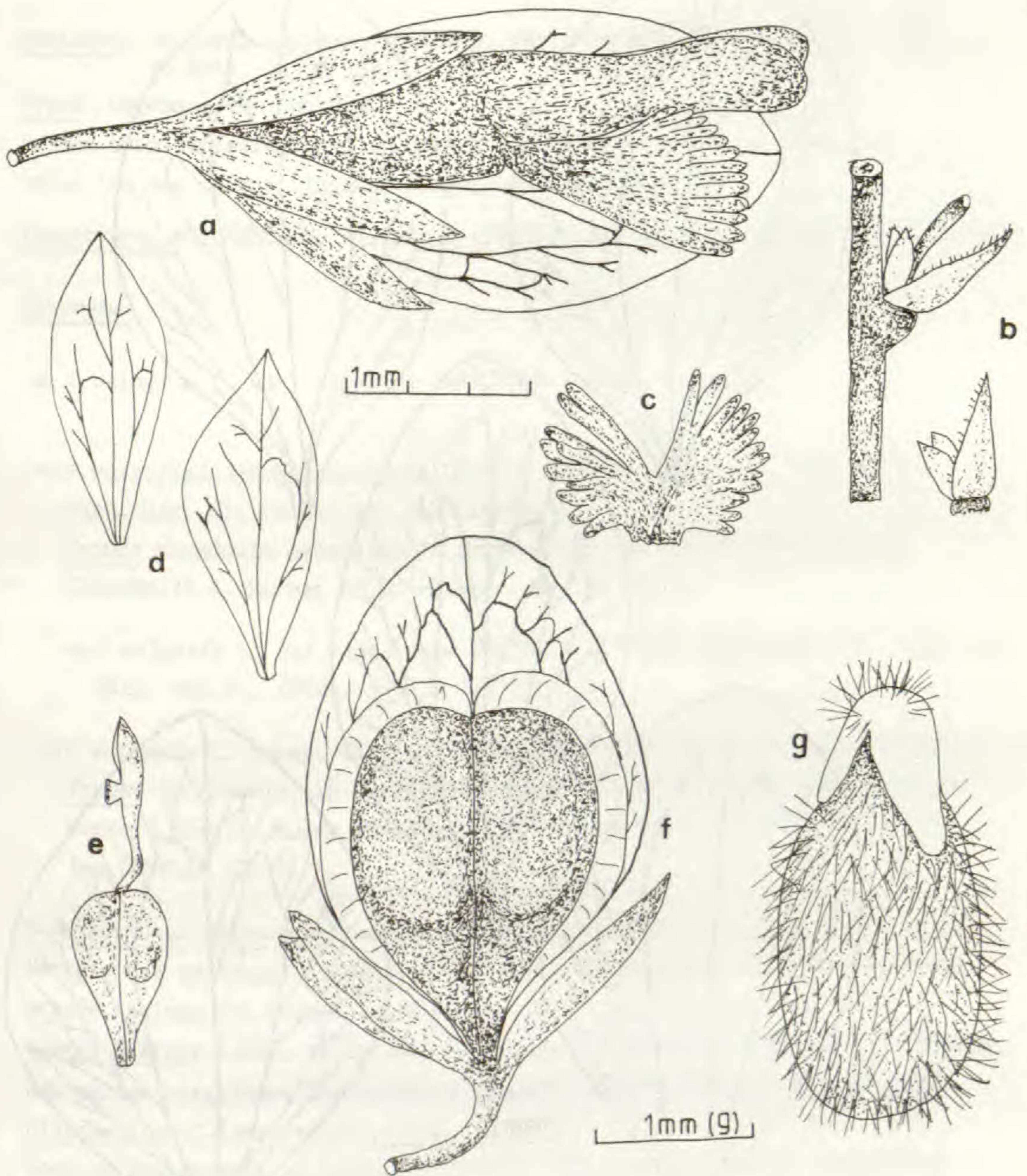


Abb. 66. *Polygala vulgaris* subsp. *calliptera*. a-Blüte, Seitenansicht. b-Tragblatt, Vorblätter, Blütenstiel. c-Kronblattanhängsel. d-Kelchblätter. e-Griffel. f-Kapsel. g-Samen.





Abb. 67. *Polygala vulgaris* subsp. *calliptera*. Flügel und Flügelnervatur.



Polygala vulgaris L. subsp. oxyptera (REICHENB.) DETHARD., Consp. Pl.  
Megalopol. 1: 55 (1828).

Basionym: Polygala oxyptera REICHENB. var.  $\beta$  pratensis REICHENB.,  
Pl. Crit. 1: 25 (1823).

Typus: Umgebung von Dresden.

Da der oben zitierte Bogen im Herbar REICHENBACH nicht mehr vorhanden ist,  
wähle ich die seiner Diagnose beigegebene Abbildung zum

Iconotypus: REICHENBACH, Pl. Crit. 1 (1823), tab. 24, fig. 47-49; (excl. fig. 46).

Synonyme:

$\equiv$  P. vulgaris L. var. oxyptera (REICHENB.) KOCH, Syn. ed. 1: 91 (1837).

$\equiv$  P. vulgaris L. subsp. tempuskyana DEGEN & DÖRFLER, Denkschr. Akad. Wiss.  
Math.-Nat. Kl. (Wien) 64: 712 (1897).

Typus: Macedonia centralis. In rupibus alpinis montis Kossov prope  
Zborsko, 25.6., Herbar DEGEN -Exsicc. Nr. 77, (BP).

$\equiv$  P. vulgaris L. var. tempuskyana (DEGEN & DÖRFLER) HAYEK, Denkschr. Akad. Wiss.  
Math.-Nat. Kl. (Wien) 94: 34 (1917).

$\equiv$  P. vulgaris L. subsp. illyrica HAYEK, Österr. Bot. Zeitschr. 70: 14 (1921).

Typus: In Albania, in declivibus supra Fuša Nermajns, ca. 1700 m, et in  
monte M. Eršalit supra Abata orientem versus sito ca. 1900 m, 24.7.1914,  
leg. DÖRFLER (ZT!).

Beschreibung: Pflanze ausdauernd; Wurzel spindelig, bräunlich, schwach ver-  
zweigt, 3-8 cm lang; Stängel + zahlreich, an der Basis verholzt, aufrecht,  
gerade, selten mit kurzen Seitenästen, 15-25 cm hoch, spärlich behaart; untere Blätter klein, elliptisch bis verkehrt-eiförmig, teilweise + schuppig,  
nur selten vergrößert und gedrängt stehend, 5-15 mm lang; obere Stängel-  
blätter lineal-lanzettlich, spitz, 15-25 mm lang und 2-4 mm breit, nach  
oben zu gleichmäßig an Größe zunehmend; Blütenstand traubig, vielblütig,  
verlängert, + locker, 3-10 cm lang; Blüten fast immer grünlich-weiß, sel-  
tener hellblau; Tragblätter länglich-eiförmig, + schmal, zugespitzt, kahl,  
1,0-1,8 mm lang, länger als die beiden Vorblätter und etwa so lang wie der  
Blütenstiel; Kelchblätter schräg abstehend, 2,5-3,5 (4,0) mm lang, drei-



nervig, etwa  $1/2$  bis  $2/3$  so lang wie der geschlossene Teil der Krone;- Flügel lanzettlich bis elliptisch, nach beiden Enden gleichmäßig verschmälert, am Grund keilförmig (Basiswinkel  $45-60^\circ$ ), vorne spitz zulaufend, (5,5) 6,0-7,5 mm lang und 2,0-3,0 (3,5) mm breit;- Flügel nervatur geschlossen, mit 4-8 (10) Netzmaschen, Mediannerv meist erst im oberen Drittel in 2-6 Apikalnerven verästelt, diese mit den Lateralnerven durch Anastomosen fast spitzwinkelig verbunden und 2 sehr schmale Medianfelder umschließend, Lateralnerven wenig divergierend, fast parallel zum Mittelnerv verlaufend, jeder mit 8-12 (15) freien Ästen im Randbereich, die ihrerseits 1-4 Lateralfelder bilden, fast immer ohne Kollateralfelder;- Krone (6,5) 7,0-8,5 mm lang, der röhrige Teil etwa so lang wie der freie, Kronblätter die Flügel deutlich überragend;- Krista + undeutlich abgegliedert, gerade nach vorne ausgerichtet, mit 8-16 (22) Fransen, diese 2,5-3,5 mm lang, so lang wie die Flügel oder diese überragend;- Griffel 2,5-3,5 mm lang, länger als der Fruchtknoten, Narbe im oberen Drittel inseriert;- Kapsel verkehrt-herzförmig, länglich, am Grund + keilförmig, 5,0-6,0 mm lang und 4,0-4,5 (5,0) mm breit, die Flügel zur Fruchtzeit deutlich schmaler als die Kapsel (FFB:KB=60-85 %) und wenig länger (FFL:KL=105-125 %), + breit geflügelt, mit 0,3-0,6 mm breitem Hautrand, Kelchblätter etwa  $1/3$  der Kapsellänge erreichend;- Samen länglich-eiförmig, dicht mit Langborsten besetzt, 2,3-2,5 (2,7) mm lang und 1,2-1,4 (1,5) mm breit, Elaiosomlappen ungleich, die beiden Seitenlappen 0,7-1,0 mm lang und etwa 30-35 % der Samenlänge einnehmend.

Variabilität: Ähnlich wie bei den anderen Sippen dieser Gruppe unterliegen vor allem die vegetativen Merkmale einer größeren Variabilität. Wuchsform, Stengelanzahl sowie Beblätterung sind daher sehr unterschiedlich. Häufig findet man Pflanzen mit + ausgebreiteter Wuchsform, zierlichen Stengeln und + armbütigen Infloreszenzen. Demgegenüber hält sich die Variabilität der Blütenmerkmale im Rahmen üblicher Größenschwankungen.

Verbreitung (Karte, Abb. 68.): Mittel-südosteuropäisch. Das Areal der subsp. *oxyptera* erstreckt sich im Osten vom westrussischen Landrücken über das polnische Mittelgebirge bis an den Nordrand der Beskiden, erfaßt die südöstlichen Gebiete Österreichs und strahlt bis nach Bosnien und Montenegro aus. Die Westgrenze des Areals verläuft von Dänemark über die Niederrheinische Tiefebene, südwärts über Luxemburg und das Saarland bis in das Gebiet der Ost- und Südschweiz. Die östlichen Vorkommen sind vor allem durch die Angaben von PAWLOWSKI (1958) gut belegt.





Abb. 68. Verbreitung von *Polygala vulgaris* subsp. *oxyptera*. Die Fundortsangaben von PAWLOWSKI (1958) für Osteuropa sind mit offener Kreissignatur bezeichnet. Zytologisch untersuchte Aufsammlungen sind mit Sternsignatur markiert.

Standort: Planar, kollin bis montan (300-1100 m). Häufig in Silikat-Magerrasen, in Heiden oder in lichten Kiefernwäldern. Meist auf flachgründigen, humosen oder sandigen Böden; bevorzugt auf nährstoffarmen, ± sauren Unterlagen.



Karyologisch untersuchte Pflanzen

Frühere Zählungen:

keine

Eigene Zählungen:

Deutschland

Bayern: Zeil am Main, Haßberge, bei Königsberg-Altershausen; Trocken-  
rasen; ca. 350 m; 17.6.1981; leg. G. HEUBL (P-55)..... 2n=68

-- Eltmann am Main, kurz nach Unterschleichbach, im Hannwald;  
Waldrand; ca. 350 m; 17.6.1981; leg. G. HEUBL (P-58)..... 2n=68

-- Haßfurt, Haßberge, Nordwestfuß der Hohen Wann westl. Krum;  
26.9.1981; leg. L. MEIEROTT (★)..... 2n=68

Hessen: Vogelsberg, Bobenhausen, an der Straße nach Költzenhain, bei  
der Loh-Mühle; 25.5.1980; leg. K. P. BUTTLER (★)..... 2n=68

Baden-Württemberg: Zwischen Friedrichshof und Waldhof; 10.7.1978;  
leg. O. SEBALD (★)..... 2n=68

Österreich

Kärnten: Zwischen Völkermarkt und Bleiburg, im Jaunfeld, kurz nach  
Mittlern; Kiefernwald; ca. 450 m; 12.6.1981; leg. G. HEUBL  
(P-303)..... 2n=68



## Gesehene Belege

### Deutschland

Franken, Hof, Woja-Leiten im Schwednitztal, 1 km südl. Woja, Serpentin, 1978, SAUER (Sa); Harz, Steigerthal, 1878, VOCKE (W); Rheinl.-Pfalz, Meisenheim, Osthang des Hellberges bei Kien, 1919, FREIBERG (M); Saarland, Südfuß des Maunert, 1926, FREIBERG (M); Rhön, Dammersfeld, 900 m, ARNOLD (M); Bayern, bei Hohenstadt, 1907, MEISTER (M); Ostpreußen, Allenstein, 1913, FREIBERG (M); Hessen, Wiesen am Kreuzberg, 1924, FREIBERG (M); Ostpreußen, bei Baydritten, 1924, FREIBERG (M); Windsheim, 1909, MEISTER (M); Westpreußen, Lossini, Konitz, 1906, FREIBERG (M); Bayern, Nordwestfuß der Hohen Wann westl. Krum, 1881, MEIEROTT (Me); Baden-Württemberg, auf kurzrasigen Wiesen im oberen Murgthal im Schwarzwald, 1906, MÜLLER (ZT); Maingebiet, Wittbach bei Wertheim, 1891, KNEUCKER (KR); Oberrheingebiet, bei dem Stift Neuburg bei Heidelberg, 1828, DIERBACH (KR); Kublerwiese bei Heidelberg, DIERBACH (KR); Hundschuhsheimer-Tal bei Heidelberg, DIERBACH (KR); Leimen bei Heidelberg, DIERBACH (KR); Taubergebiet, Tauberbischofsheim, Ahorn südl. Brehmen, 1972, PHILLIPI (KR); Hildesheim, Schladen an der Okker, 1867, EVERS (GZU); Hessen, Obernkirchen, Wiesen, 1881, LINDE (G); Vilbeter Wald bei Frankfurt, KESSELMAYER (G); Saarbrücken, Winten bei der Ziegelei am Rastpfuhl, 1916, FREIBERG (M); Kalteherberg bei München, FREIBERG (M); Wattstrandwiesen bei Havnebye, 1890, CORRENS (M); Rheinl.-Pfalz, Moselberge, Gröver Heide, 1923, FREIBERG (M); Kiel, bei Laboe, 1907, OHL (ZT); Hessen, Spessart, Niederzell, 1963, BUTTLER (Bu); Hemsbach, 1972, STIEGLITZ (Bu); Rheinl.-Pfalz, zwischen Kernscheid und Franzenheim, 1923, FREIBERG (M); Mark Brandenburg, trebbin, TASSENDORF (M); Halle, Saalehänge bei Lettin, Porphyry, 1943, MERXMÜLLER (M); Saarbrücken, Fischbachbahn bei der Rußhütte, 1912, FREIBERG (M); Sohren im Hundsrück, 1907, FREIBERG (M); auf Triften zwischen Sohren und dem Idar, 1907, FREIBERG (M); Heidelberg, Sandhausen, Sanddüne, 1967, BUTTLER (Bu); Mannheim, zwischen Hemsbach und Hüttenfeld, 1972, BUTTLER & STIEGLITZ (Bu); Hessen, Gießen, Umgebung der Badenburg, 1971, BUTTLER; RIEGER & SCHNEDLER (Bu); Rhön, Bauersberg bei Bischofsheim, 1969, STEINBERG (Ki); Vohenstrauß, Neuenhammer, ca. 600 m, 1914, KITZLER (STU); Schwarzwald, Schramberg, 1904, BERTSCH (STU); Baden-Württemberg, Kirchenkirnberg, SE Tiefenmahd, 1977, SCHWEGLER (STU); Rhön, Bad Brückenau, 1900, FLECK (STU); Mainz, Marienborner Wald, 1899, BRUTSCH (ZT); Thüringerwald, Weimar, 1911, KNETSCH (ZT).



### Österreich

Burgenland, Hänge des Eisenberges, 1968, SAZER (Sa); Baumgarten bei Mautern, 1893, KERNER (GZU); St. Oswald ob Eibiswald und Schwanenberg, 1931, SALZMANN (GZU); Steiermark, nördl. von Pöllau, an den Hängen des Masenberges gegen die Zisset-Taverne, 1923, WIDDER (GZU); Fischbacher-Alpen, Masenberg, Anstieg von Zeil bei St. Pöllau, 800 m, 1964, HABELER (GZU); Maria Trost, 1900, FRITSCH (GZU); auf Böschungen bei Maria Glashütten, Koralpe, 1200 m, 1913, WIBIRAL (GZU); Niederösterreich, Tullnerbach, 1895, FRITSCH (GZU); Burgenland, nahe bei Schönauberg bei Schlaining, 1965, MELZER (GZU); bei Bernstein, Hochneukirchen, 1922, RONNIGER (W); Vorau, am Wege nach Wenigzell, 1939, RONNIGER (W); Villach, St. Andrea, 1835, SCHNEIDER (W); Wechsel, am Wege vom Mariensee zur Kranichberschwaig, 1913, KORB (W); Spittal a. Drau, Trockenwiese ober dem Oberaufener bei Karlsdorf, 670 m, 1937, HANDEL-MAZZETTI (W); Triften bei Harmannsdorf nächst Hochneukirchen, bei Aspang, 1922, VETTER (W); Waldplätze zwischen Ratzersdorf n. Paulenstein, 1884, SABRANSKY (W); Wiesen bei Kreuth nächst Rappoltenkirchen, 1906, KORB (W); grasige Hügel bei Hochneukirchen, 1922, ZERNY (W); Waldschläge an der Ries bei Graz, 450 m, PREISSMANN (W); moorige Wiesen bei Mauerbach, 1896, MÜLLER (W); Hosien bei Aspang, 1922, NEUMAYER (W); Oberösterreich, Spital a. Phyrn, 1828, SCHNEIDER (W); Treutschach bei Klagenfurt, 1867, NERENBERGER (W); Oberösterreich, Steinbauernholz bei Ried, 1888, VIERHAPPER (W); Völkermarkt bei Gramtschach, 1921, BENZ (M); Millstädter See, 1900, MÜLLER (ZT).

### Tschechoslowakei

Trübau in Mähren, HOCHSTETTER (TUB); Mähren, Luggau, 1884, OBORNY (W); in collibus graminosis prope Vsetin, BUBELA (TUB); Mähren, Schwaibwald bei Brünn, 1925, FRITSCH (GZU); in silvis apertis collis Kopaina prope Groß-Maisspitz ad oppidum Znaim, OBORNY (GZU); Holzschlag in der Wurtlich bei Harta, 1908, CYPERS (GZU); bei Tepplitz, 1903, WIEDMANN (GZU); Tatra, Zakopane-Tal, 1885, KOTULA (W); Sudeten, im Walde bei Winkelsdorf, 1935, KORB (W); Böhmen, Neubistritz, 1923, BUXBAUMER (W); Böhmen, Kopaina bei Znaim, 1884, OBORNY (W); Erzgebirge, Hohenstein, 300 m, 1890, WIESEBAUR (G); Waldränder bei Großwasser nahe Olmütz, 1907, LAUS (G); Böhmen, Geierberg bei Mariaschein, 1880, DICHTL (M); Böhmen, Erzgebirge, Johns Dorf, 1883, WIESEBAUR (W);



### Polen

Schlesien, Slask Dolny, Wiegliniec, Zgorzelec, 1969, KOZIOL (GZU); Slask Dolny, pratum in Jugow apud Dzierzoniow, 1952, MIKULSKA (GZU); Miedzy Zagorzem a Wiegielzowem, Chrzanow, 1929, PAWLOWSKI (GZU); Lubonia prozy Rabis Kasp. Zachod, 1855, WOLOSZCZAK (W); zwischen Elgot und Gnojnik, 1890, KOTULA (W); Schlesien, Teschen, 1915, SCHNEIDER (W);

### Rumänien

Banat, distr. Severin, in foenetis prope pagum Zernesti, 200m, 1945, BOSCAIN (G);

### Jugoslawien

Kroatien, Velebit, östl. der Paßhöhe der Straße von Obrovac nach Gracac, dem Srnopaß vorgelagerter Berg, 750-800 m, 1975, MÖSCHL & PITTONI (GZU); Istrien, Monte Maggiore, Wiesendolinen am Wasserleitungsweg, 530 m, GINZ\_ BERGER (W); Südbosnien, Nevesinje, 900 m, 1911, SAGORSKI (M); Montenegro, am Lovcen-Paß, 1934, VARESCHI (M); Bosnien, Sarajewo, Bachtal NW der Stadt, FREIBERG (M); Travnik, über dem Hause Fellaich, 1879, SENDTNER (M); Maglic- gebiet, 1700 m, 1970, THYRET (M); herzegowina, Prenj-Planina, unter dem Mali Prenj, FREIBERG (M); Sala, Fuša Nermjans bei Abata, 1914, DÜRFLEDER (ZT);

### Dänemark

Zealand, northern part of Strødam Reserve near Hillerød, 1971, NYGAARD & SVENDSON (G);

### Schweiz

Wangs, Wangserriet, 660 m, 1967, SEITTER (ZT); Schaffhausen, Allenwinden, Flurlingen, 1923, KOCH (ZT); Irchel ob Dättikon, 1861, BRÜGGER (ZT). Tessin, Monte Generoso, 7.1879, PENZIG (Z); Engadin, zwischen Lils und Silvaplana, 10.9.1860, BRÜGGER (Z);



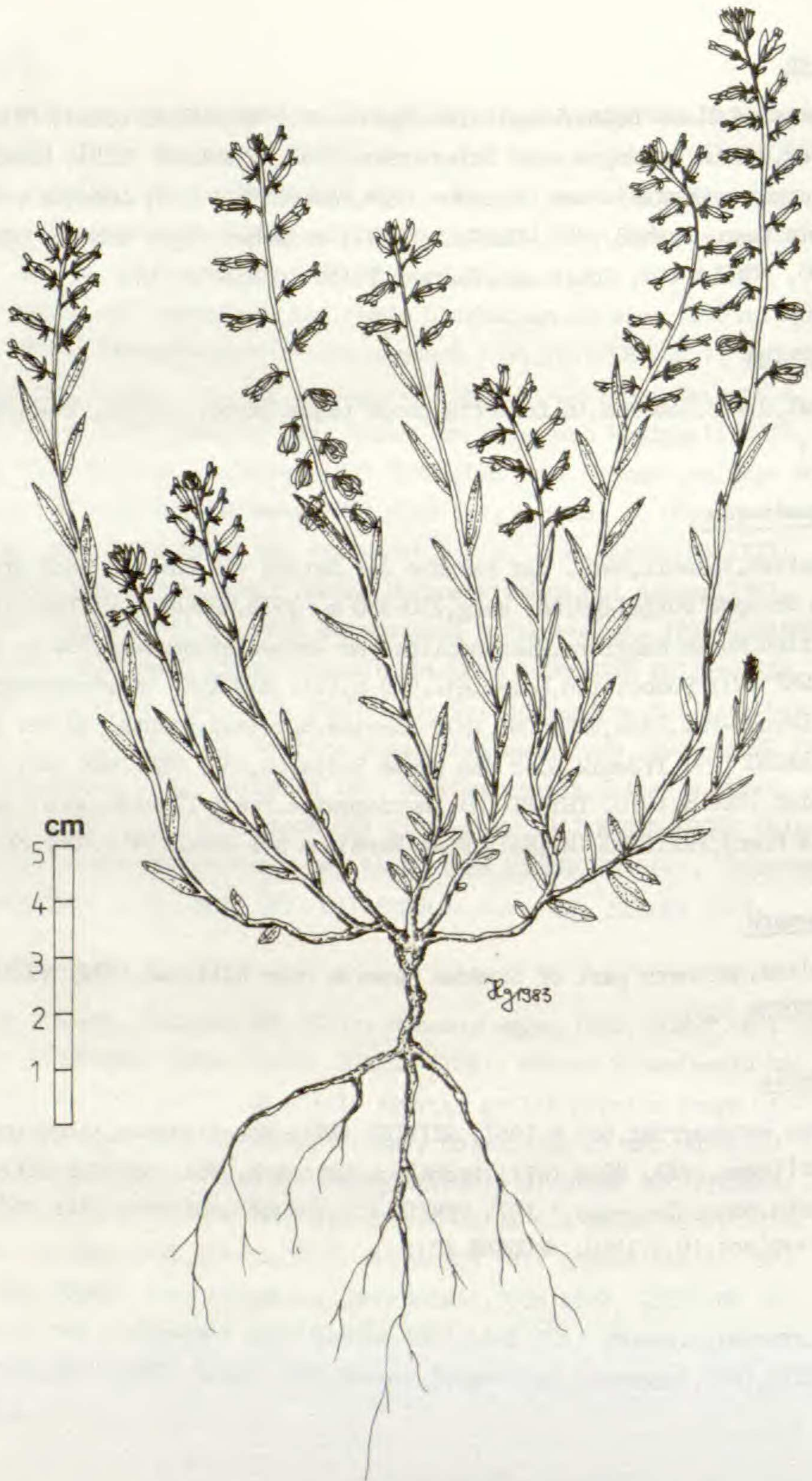


Abb. 69. *Polygala vulgaris* subsp. *oxyptera*



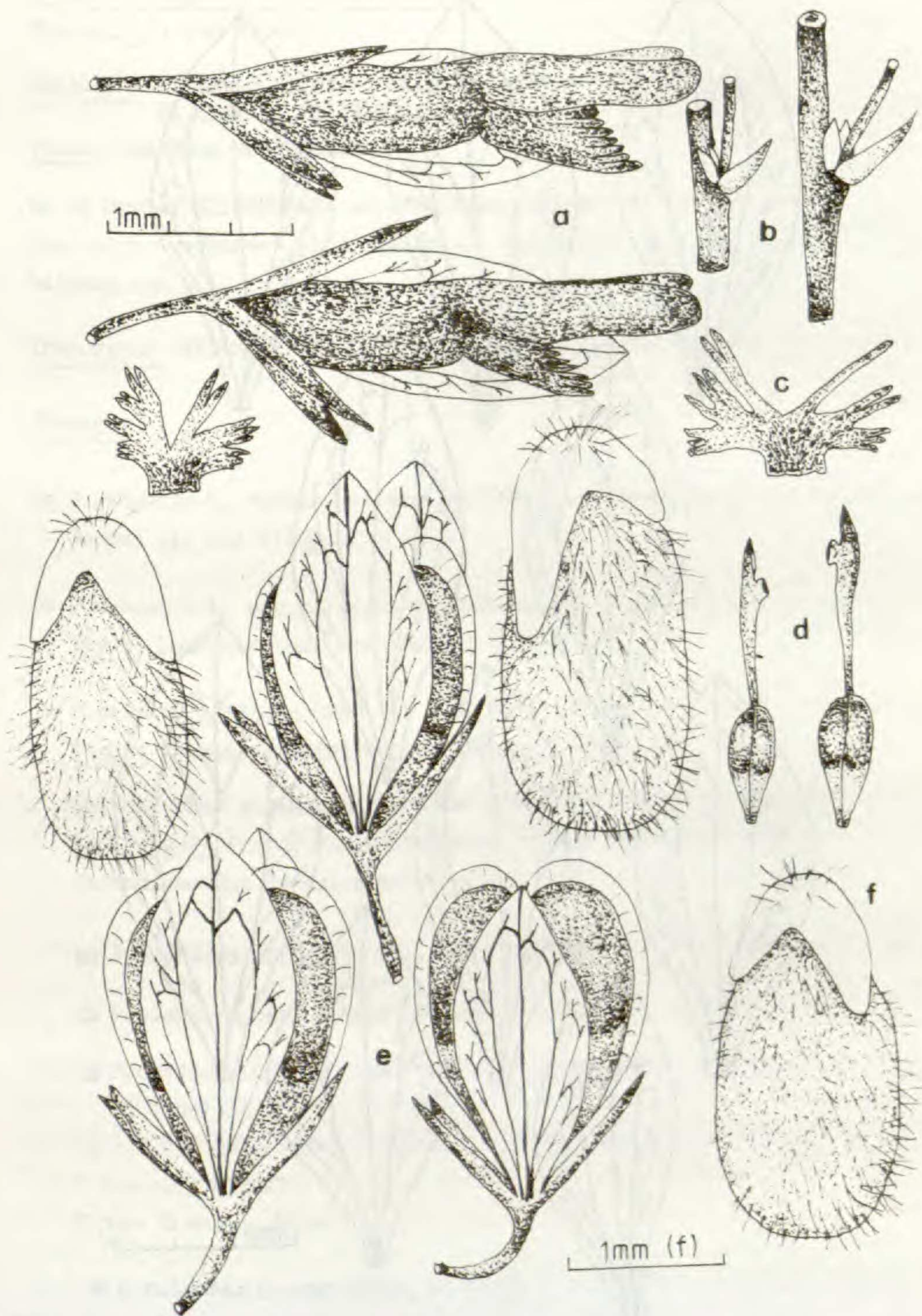


Abb. 70. *Polygala vulgaris* subsp. *oxyptera*. a-Blüte, Seitenansicht. b-Tragblatt, Vorblätter, Blütenstiel. c-Kronblattanhängsel. d-Griffel. e-Kapsel. f-Samen.





Abb. 71. *Polygala vulgaris* subsp. *oxyptera*. Flügel und Flügel nervatur.



*Polygala vulgaris* L. subsp. *collina* (REICHENB.) BORBAS, in KOCH,  
Syn.ed.3,1: 249 (1892).

Basionym: *Polygala oxyptera* REICHENB. var.  $\alpha$  *collina* REICHENB.,  
Pl.Crit.1: 25 (1823).

Typus: Umgebung von Dresden.

Da im Herbar REICHENBACH entsprechende Belege aus dem oben zitierten Gebiet nicht vorhanden sind, wähle ich die seiner Diagnose beigegebene Abbildung zum

Iconotypus: REICHENBACH, Pl.Crit.1 (1823), tab.23, fig.46; (excl.fig.47-49).

Synonyme:

$\equiv$  *P.vulgaris* L. subvar. *collina* (REICHENB.) CHODAT, Mem.Soc.Phys.Hist.Nat.  
Genève 31: 451 (1893).

$\equiv$  *P.vulgaris* L. var. *parviflora* COSS. et GERM., Fl.Paris 1: 57 (1845).  
Typus: Luzarche (de Lens); Herbar COSSON (P).

$\equiv$  *P.ciliata* LEBEL, in GREN. et GODRON, Fl.Fr.1: 195 (1848). - non *P.ciliata* L.  
Typus: Falaise et Mielles; de Carteret à Baubigny.

Aus den oben zitierten Syntypen wähle ich folgenden Beleg zum  
Lectotypus: France, Manche, Carteret et les Moitiers d'Allonne,  
arrondissement de Valognes-Falaises, Juillet 1831, leg LEBEL (G!).

$\equiv$  *P.oxyptera* REICHENB. var. *ciliata* (LEBEL) GREN., Fl.jurass.1: 99 (1865).

$\equiv$  *P.blepharoptera* BORBAS, Österr.Bot.Zeitschr. 40: 177 (1890).

$\equiv$  *P.dunensis* DUMORT. var. *ciliata* (LEBEL) CORB., Bull.Soc.Rochel. 12:  
31 (1891).

$\equiv$  *P.dunensis* DUMORT., Bull.Soc.Bot.Belg. 7: 344 (1868).

Typus: Dunes de Flandre, leg. Du Mortier (BR!).

$\equiv$  *P.vulgaris* L. var. *dunensis* (DUMORT.) BUCHENAU, Fl.ostfr.Ins. 1: 49 (1881).



Synonyme:

= *P. michaletii* GREN., Fl.Ch.Jurass. 3: 31 (1875).

Typus: Pâturages de Chêne-Bernard, canton de Chaussin, Jura, leg.  
MICHALET (P!).

= *P. involutiflora* LAMOTTE, Prodr.fl.Plat.Centr. 1: 126 (1877).

Typus: Puy de Dome. Pelouses et bruyères de la chaîne des monts Domes;  
base du puy Chopine, du puy de Chanat, fontaine de Berger.

Aus den oben zitierten Syntypen wähle ich folgenden Beleg zum

Lectotypus: Puy de Dome, a la Fontaine du Berger, Juillet 1877, leg.  
HERIBAUD, herb. ANTHOUARD (CLF!).

Bemerkungen: Zu *P. vulgaris* subsp. *collina* gehören vermutlich noch eine ganze Reihe von Lokalformen, die von früheren Autoren als Arten beschrieben wurden. Obwohl die in den Diagnosen angeführten Differentialmerkmale auf die Zugehörigkeit zur subsp. *collina* hindeuten, wird eine endgültige Klärung erst nach Vorlage des Typenmaterials möglich sein. Folgende Sippen wären hier anzuführen:

*P. dubia* BELLYNCK, Fl.Nam.: 27 (1855).

Typus: Château de Namur.

*P. lensei* BOREAU, Precis princ.herb.: 20 (1862).

Typus: Seine-et-Oise, bois de bouleaux, de Luzarches à Herivaux, (de Lens).

Beschreibung: Pflanze ausdauernd; - Wurzel dünn, spindelförmig, hellbraun, wenig verzweigt, 3-6 cm lang; - Stengel wenige, niederliegend bis aufsteigend, + ausgebreitet, meist in Basisnähe verzweigt, 5-10 (15) cm hoch, spärlich behaart; - untere Blätter klein, verkehrt-eiförmig bis breit-elliptisch, selten genähert, 5-10 mm lang; - obere Stengelblätter lanzettlich bis elliptisch, spitz, 10-15 (20) mm lang und 2-4 mm breit, nach oben zu nur geringfügig an Größe zunehmend; - Blütenstand traubig, + armblütig mit 5-20 Blüten, + dicht, 2-5 cm lang; - Blüten klein, meist weiß, seltener rosa überlaufen; - Tragblätter eiförmig, 1,0-1,5 (1,7) mm lang, bisweilen den beiden Vorblättern ähnlich, meist kürzer als der Blütenstiel, häufig ciliat; - Kelchblätter wenig abstehend, 2,0-3,5 mm lang, undeutlich dreinervig, etwa 2/3 der Kronröhre erreichend; - Flügel verkehrt-eiförmig bis breit-elliptisch, am Grund + keilförmig (Basiswinkel 45-65°), stumpf oder leicht zugespitzt, (4,0) 4,5-6,0 (6,5) mm lang und 2,0-3,0 (3,5) mm breit, am Rand fein gezähnt oder ringsum gewimpert;



Flügelnervatur geschlossen, mit 4-6 (8) Netzmaschen, Mediannerv etwa ab der Mitte in 2-5 Apikalnerven verzweigt, diese mit den Lateralnerven durch Anastomosen beidseitig verbunden und 2 Medianfelder bildend, jeder Lateralnerv mit 7-12 (15) freien Ästen im Randbereich, die ihrerseits 1-3 Lateralfelder umschließen, selten mit Kollateralfeldern;- Krone 5,5-7,5 (8,0) mm lang, der röhrlige Teil etwa so lang wie der freie, Kronblätter die Flügel deutlich überragend;- Krista wenig abgegliedert, schräg nach vorne gerichtet,  $\pm$  bogenförmig, mit 8-16 (22) Fransen, diese 1,5-3,0 (3,2) mm lang, so lang wie die Flügel oder diese überragend, mitunter gewimpert;- Griffel 2,0-3,0 mm lang, wenig länger als der Fruchtknoten, Narbe im oberen Drittel inseriert;- Kapsel rundlich bis verkehrt-herzförmig, am Grund abgerundet, kurz gestielt, 4,0-5,0 mm lang und 3,0-4,0 mm breit, die Flügel schmaler als die Kapsel (FFB:KB=60-90 %) und nur wenig länger (FFL:KL=100-110 %),  $\pm$  schmal geflügelt, mit 0,2-0,4 mm breitem Hautrand, Kelchblätter etwa 1/2 der Kapsellänge erreichend;- Samen länglich-eiförmig, dicht mit Langborsten besetzt, 2,0-2,5 mm lang und 1,0-1,3 mm breit, Elaiosomlappen ungleich, die beiden Seitenlappen 0,5-1,0 mm lang und 30-40 % der Samenlänge einnehmend.

Variabilität: *P. vulgaris* subsp. *collina* zeigt aufgrund der teilweise niederliegenden,  $\pm$  ausgebreiteten Wuchsform, der fast gegenständigen, schuppenförmigen Grundblätter, der armblütigen Infloreszenzen, sowie der kurzen Tragblätter eine bemerkenswerte habituelle Angleichung an Formen der ebenfalls atlantisch-subatlantisch verbreiteten *P. serpyllifolia*. Grundlegende Unterschiede bestehen aber in der fehlenden, dekussierten Blattstellung, den nicht übergipfelnden seitlichen Infloreszenzen, den zahlreicheren Blüten, den breiteren Flügeln, den in Vergleich zu den Flügeln deutlich längeren Kronblättern, der geringeren Fransenzahl sowie in der stärkeren Behaarung der vegetativen Organe. Hinzu kommt, daß vor allem die Küstenformen durch eine ausgeprägte Bewimperung nahezu aller Blütenorgane charakterisiert sind, ein Differentialmerkmal, dem von früheren Autoren eine zu große Bedeutung beigemessen wurde.



In diesem Zusammenhang sollte auch *P. lusitanica* (WELW.ex LANGE) CHODAT nicht unerwähnt bleiben, eine Sippe, die ein eng umgrenztes Areal in NW-Spanien (Galicien) besiedelt und ebenfalls durch eine starke Bewimperung der Blütenorgane, insbesondere der Flügel, charakterisiert ist. Wenngleich dieses Differentialmerkmal, ebenso wie die Ausgestaltung des Tragblattes, Beziehungen zu *P. vulgaris* subsp. *collina* erkennen lassen, unterstreichen die übrigen Merkmale der Typuspflanze (Galeciae, Orense, 22.5.1876, leg. M. WINKLER; Herbar M!) die Eigenständigkeit dieser Sippe. Trotzdem bestehen kaum Zweifel über die Zugehörigkeit zur *P. vulgaris*-Gruppe. Tragblattlänge, Blütenfarbe, die im Vergleich zur Kronblatteinschnürung deutlich kürzeren Kelchblätter, die geschlossene Flügelnervatur sowie die im Bezug zu den Flügeln längere Krone sind grundlegende Kriterien für diese Annahme. Auch die Pollengröße (45-52  $\mu\text{m}$ ) und die daraus abzuleitende Tetraploidie ( $2n=68$ ) würden damit in Einklang stehen. Inwieweit auch nicht ciliate Formen aus den südlichen Teilen der Iberischen Halbinsel zu dieser Sippe gehören muß noch geklärt werden. So wurde auch in dieser Arbeit wegen des nur spärlich zur Verfügung stehenden Herbarmaterials im Augenblick von einer Umkombination Abstand genommen.

Verbreitung (Karte, Abb. 72.): Atlantisch-subatlantisch. Das Areal der subsp. *collina* erstreckt sich von den nördlichen Gebieten der Iberischen Halbinsel über Frankreich bis zu den Britischen Inseln, erfaßt Teile von Dänemark, zahlreiche Nordseeinseln, strahlt nach Osten bis nach Sachsen aus und erreicht am Oberrhein die Westgrenze. Einzelvorkommen im Bereich des Dauphiné markieren die südliche Grenze des Areals.

Standort: Planar, kollin bis montan (200-900 m). Häufig in Silikat-Mager-  
rasen, auf Heiden, in der Nähe von Salinen sowie auf Dünen in Küstennähe.  
Meist auf sandigen, teilweise auch auf salzhaltigen Böden. Bevorzugt auf  
± sauren Substraten.





Abb. 72. Verbreitung von *Polygala vulgaris* subsp. *collina*.  
Zytologisch untersuchte Aufsammlungen sind mit Sternsignatur gekennzeichnet.

Zytologisch untersuchte Pflanzen

Frühere Zählungen:

Keine

Eigene Zählungen:

Frankreich

Elsass: Vogesen, am Weg von Cernay zum Hartmannswiller-Kopf; sandige  
Hänge; ca. 700 m; 24.6.1980; leg. G. HEUBL (P-75).....  $2n=68$

Deutschland

Schleswig-Holstein: Insel Wangerooge, Dünen bei der Nebelsirene; Sand;  
24.6.1983; leg. K. LEPSCHI (P-345).....  $2n=68$



Gesehene Belege:

Deutschland

Schleswig-Holstein, am Geidberg bei Kiel, 1906, OHL (ZT); Mannheim, Pulverturm, 1859, DÜLL (KR); Rheinland-Pfalz, Zweibrücken, 1952, HRUBY (KR); Hegau bei Singen (KR); Montabaurer Höhe bei Koblenz, WIRTGEN (KR); Herford, WEIHE (KR); Thüringen, bei Suhl (KR); Borkum, Dünen, 1871, BERTRAM (W); auf dem Galmeiboden bei Aachen, 1860, MONHEIM (W); Hildener Heide, 1902, ESPENSCHIED (W); Leipzig, Benndorf, 1904, CORRENS (M); Kyffhäuser nördl. Frankenhausen, 1929, FREIBERG (M); Leipzig, Döberschütz, 1907, CORRENS (M); Eifel, Geroldstein, 1881, WINTER (M); Jena, Jägersdorf, 1907, RÜBEL (ZT); Harz, Kuhberg bei Nordhausen, 1878, VOCKE (ZT); Ostfriesland, Insel Lange-roog, 1855, BUCHENAU (ZT); Doldemannsdelle auf Borkum, 1898, BUCHENAU (ZT);

Frankreich

Paturages, prairies et bois a Bitche, 1838, SCHULTZ (TUB); Manche, Birou, 1833, GAY (TUB); Gironde, in arenosis maritimis ad "Cap Ferret" prope Archachon, 1909, NEYRAUT (W); Dunes de Cateret, Manche, 1902, CORBIERE (W); in arenosis maritimis prope Cherbourg, 1889, BEAUDOUIN (W); sables quar-teuz gazonnes sur les falaises littorales aux Mielles-des-Mortiers-d'Allonne, Manche, 1861, LEBEL (W); Manche, arondissement de Valognes, Falaises, 1851, LEBEL (W); Manche, Carteret et Barnville, sables maritimes, 1888, CORBIERE (W); Vosges, chemis herbeux de la foret de Romont, siliceux, 1893, CLAIRE (W); Charente-Inferieure, alluvion de Chatel-Aillon, 1882, FOUCAUD (W); Correze, sarsous, pres Ussel, 670 m, 1892, GONOD D'ARTEMARE (G); Dunes pres Bayonne, 1865 (G); prope Bourges, 1892, LE GRAND (G); Chaussin, Chene-Bernard, 1854, DELESERT (G); Pyrenäen, Hendaye, 1910, SIMON (M); Landes, Champagney, 1871, FAVRAT (M); Bossaz, St. Remi, 1870, FAURAT (M); Puy de Dome, Clermont-Ferrand, 1901, D'ALLEIZETTE (M); Vaux de Cernay, 1862, STEGMANN (M); Somme, dunes au Bout-des-Croes, pres St. Quentin au Tourmont, 1910, BECOURT (M); Cote d'Or, Rochefort et Villier-le-duc, GERALD & RABANI (ZT); Isere, La Motte-d'Aveillans, 1881, MOUTIN (ZT); Isere, Mont Seneppe pres la Mure, 1400 m, 1884, SAUZE (ZT);



Dänemark

Söndervig, dune heath, 1968, NIELSEN & PETERSEN (GZU); Jütland, Fosdal-Lien, 1958, DIETRICH (STU);

Niederlande

Limburg, St. Pietersberg near Maastricht, 1950, HATTUM (G); Zandvoort, Dünen, 1907, RÜBEL (ZT); Texel, Waal en Burg, SCHINZ (ZT);

Großbritannien

Ticknall, Derby, 1959, HORWOOD (W); Swansea, Glanmorgan, 1888, LINTON (ZT); Ellesborough, BUDES (G); Cornwall, Chapel Porth, St. Agnes, 1906, DAVEY (ZT); little north Common, Esher Surrey, 1908, WERFELI (ZT); Kingley Vale, Sussex, open grasland, 1964, A.R. (G);

Spanien

Pinar de Cabral, prope Vigo, 1923, LACAITA (G); Monte Viso prope Santiago de Compostela, 1852, LANGE (G);



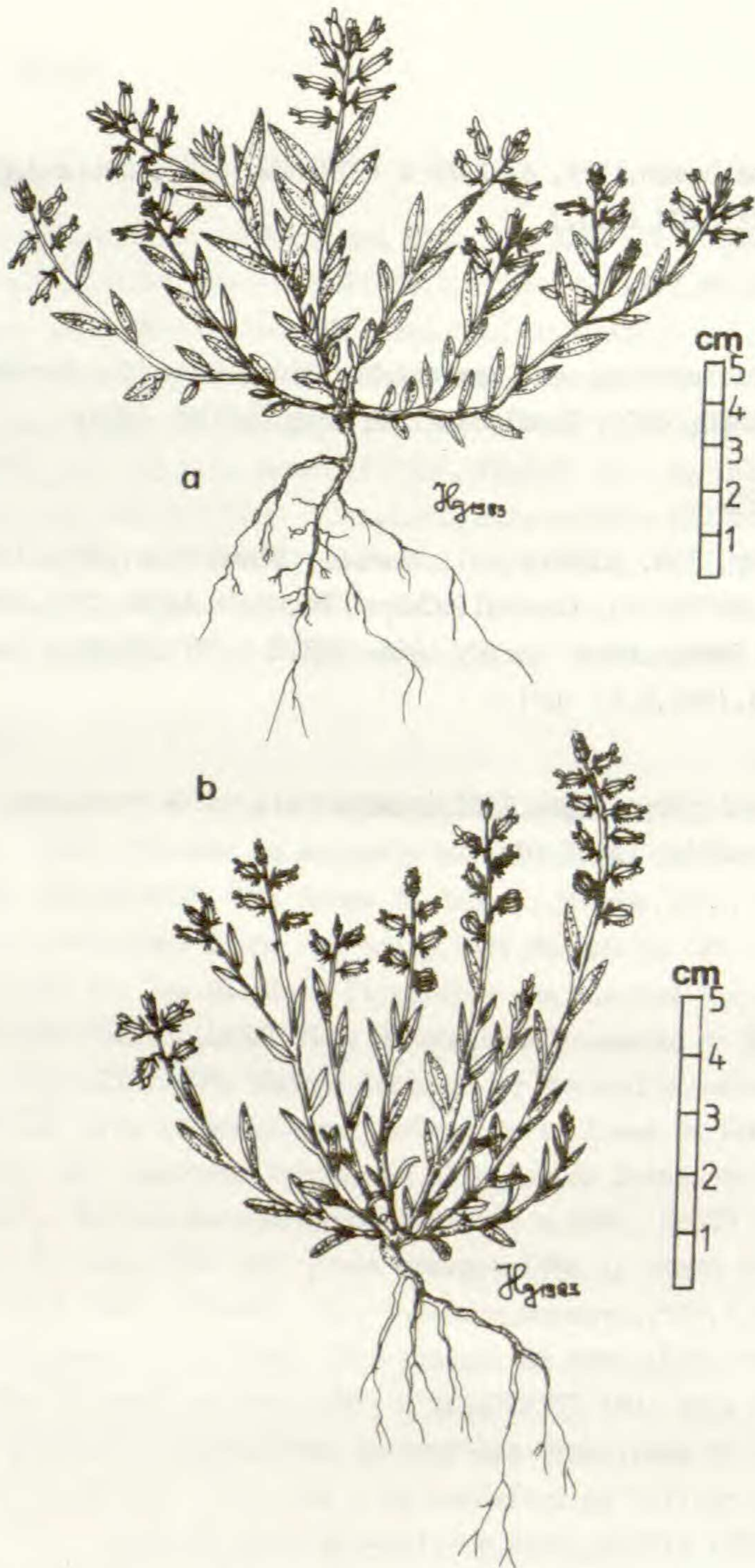


Abb. 73. *Polygala vulgaris* subsp. *collina*. a-var. *collina*. b-var. *ciliata*.



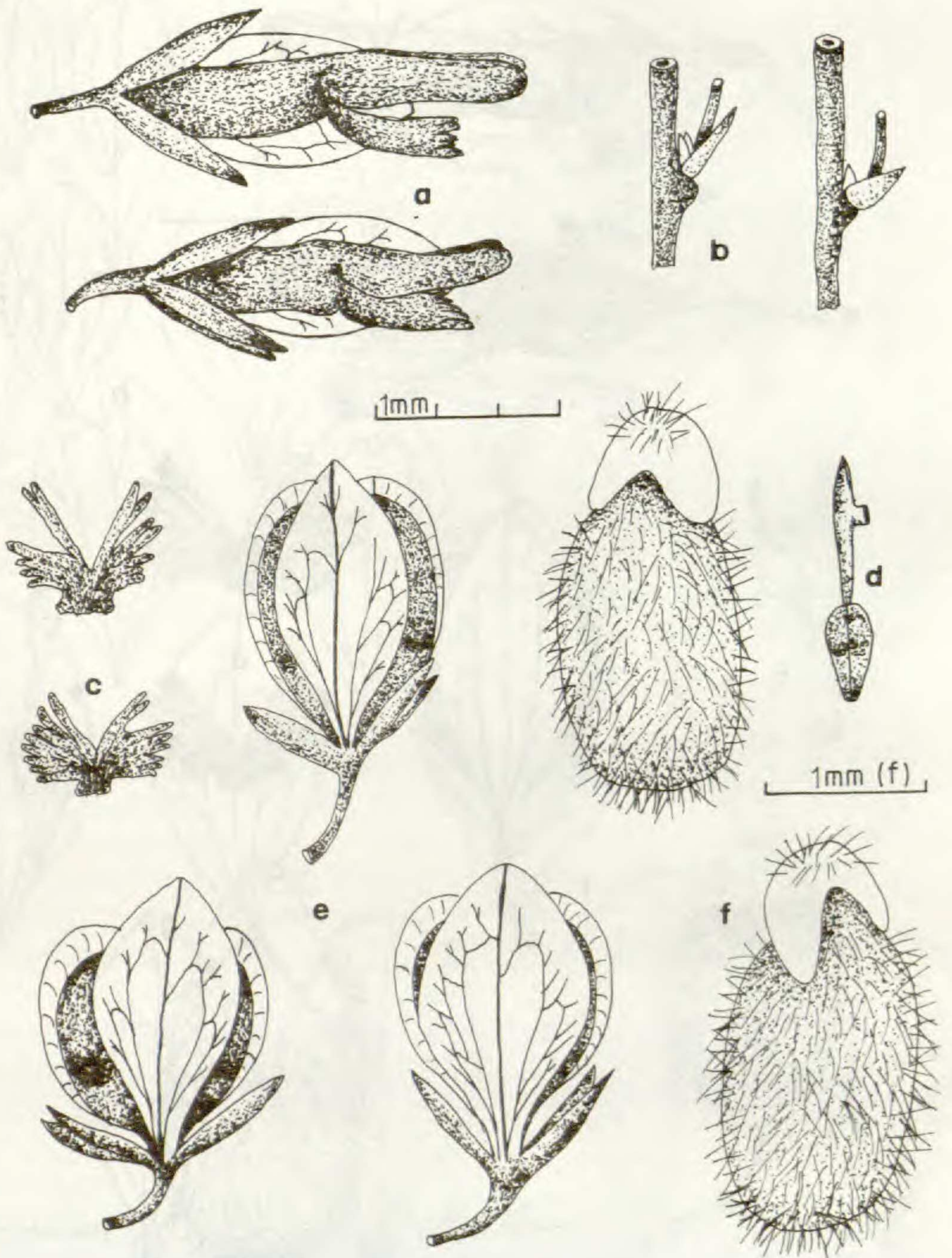


Abb. 74. *Polygala vulgaris* subsp. *collina*. a-Blüte, Seitenansicht. b-Tragblatt, Vorblätter, Blütenstiel. c-Kronblattanhängsel. d-Griffel. e-Kapsel. f-Samen.



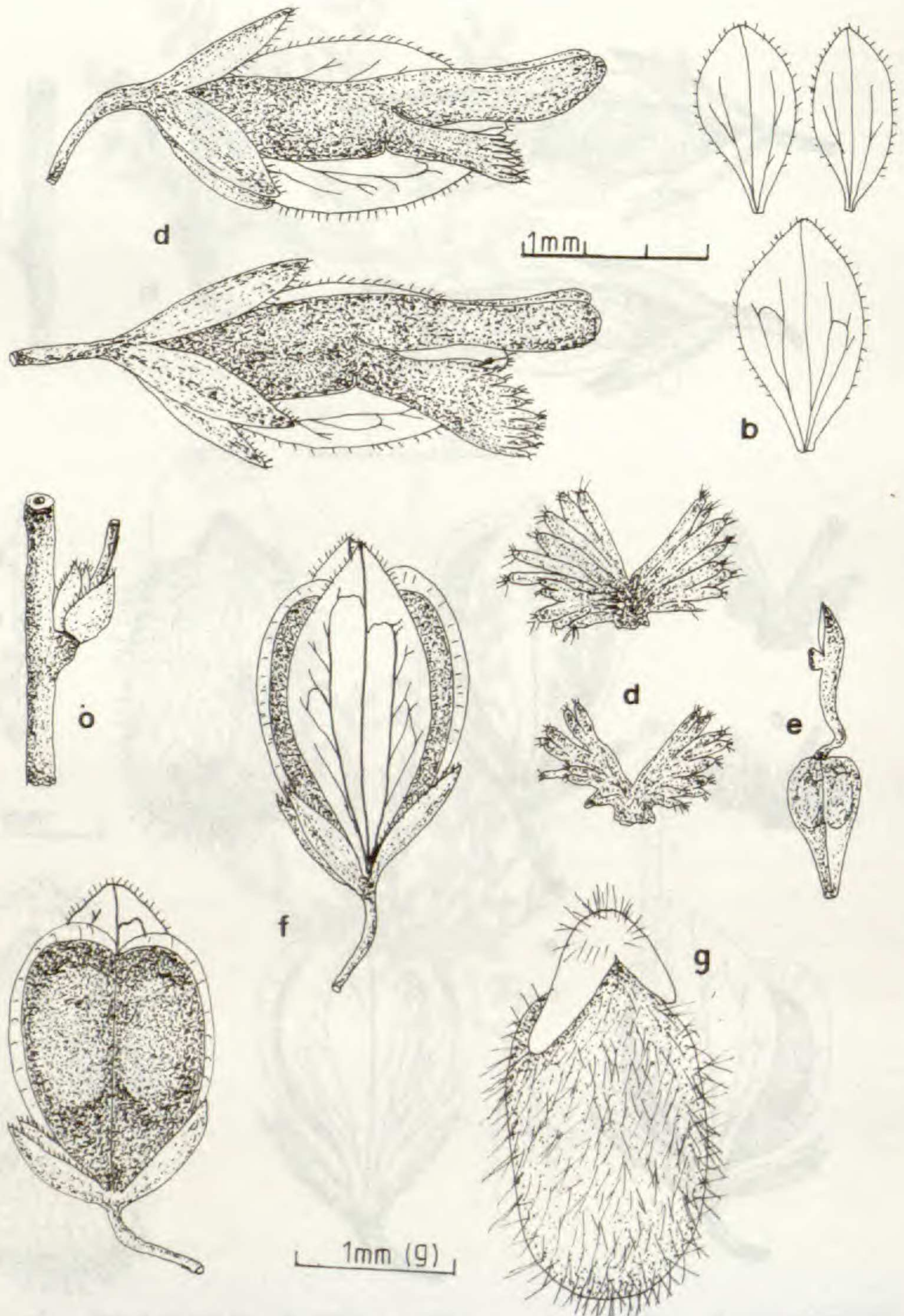


Abb. 75. *Polygala vulgaris* subsp. *collina* var. *ciliata*. a-Blüte, Seitenansicht. b-Kelchblatt. c-Tragblatt, Vorblätter, Blütenstiel. d-Kronblattanhängsel. e-Griffel. f-Kapsel. g-Samen.



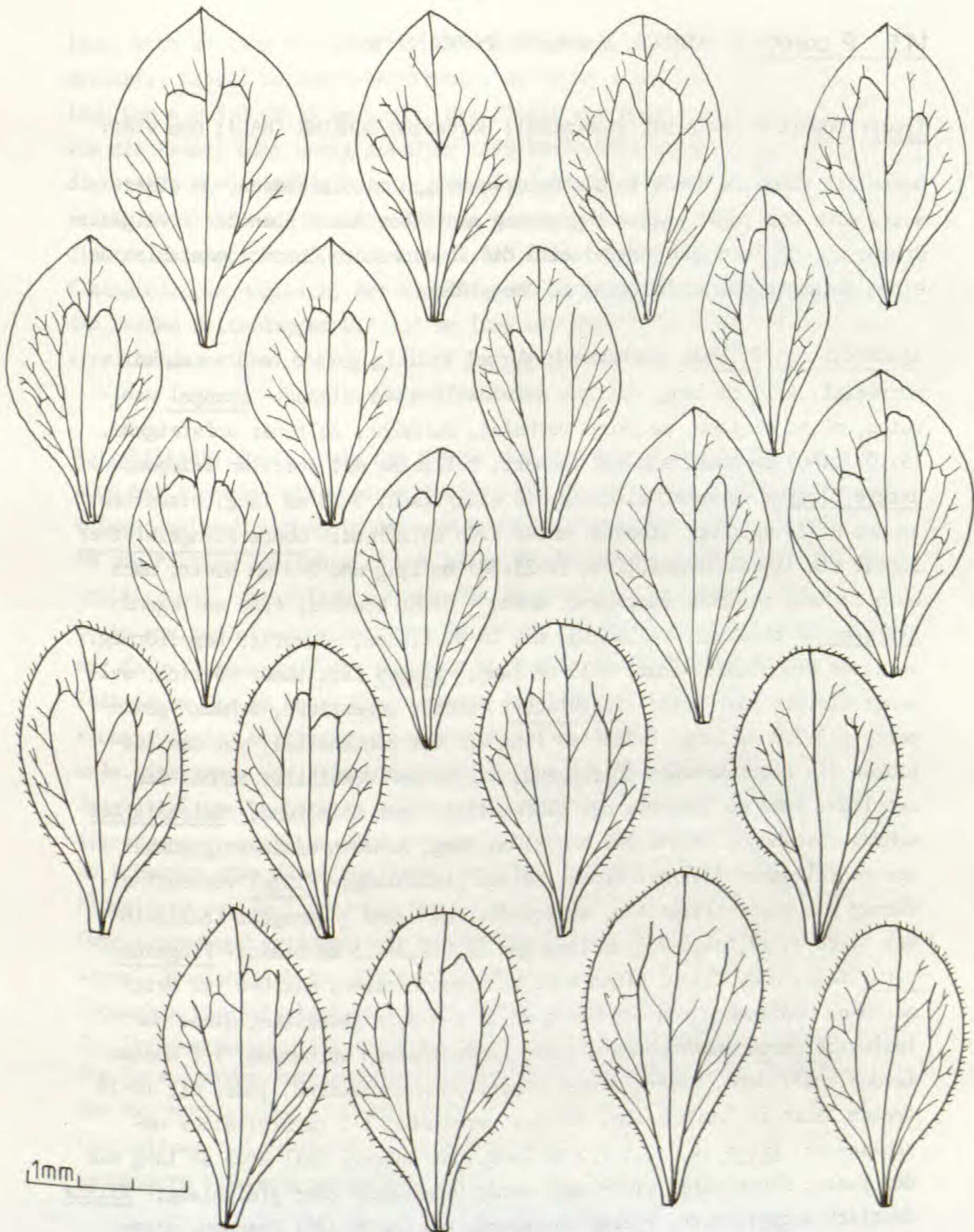


Abb. 76. *Polygala vulgaris* subsp. *collina*. Flügel und Flügelnervatur.



**14.5. P comosa** SCHKUHR, Bot.Handb.2: 324 (1796).

Typus: Unweit Leipzig bei Stoermthal; Herbarium SCHKUHR (HAL); non vidi.

Diese Art wurde am Rande in die Untersuchungen miteinbezogen, um einerseits eine möglichst exakte Abgrenzung gegenüber den Sippen der *P. vulgaris*-Gruppe zu erhalten und andererseits die abweichenden Chromosomenzahlen an einem umfangreicheren Material zu überprüfen.

Beschreibung: Pflanze ausdauernd; Wurzel kräftig, gerade, hellbraun, fein verzweigt, 4-10 cm lang, mit gut entwickeltem Wurzelkopf; Stengel zahlreich, meist einfach, am Grund verholzt, aufrecht, seltener aufsteigend, (5)10-30(40) cm hoch, schwach behaart, teilweise mit sterilen Trieben; untere Blätter verkehrt-eiförmig bis elliptisch, 5-10 mm lang, bisweilen an der Basis gedrängt stehend, meist früh abfallend; obere Stengelblätter lineal bis lineal-lanzettlich, 10-25(30) mm lang und 2-4 mm breit, nach oben zu kaum an Größe zunehmend, derb, + dicht stehend, fast anliegend; Blütenstand traubig, vielblütig, mit 15-50 Blüten, schopfig, kegelförmig, auch zur Fruchtzeit dicht, 3-15 cm lang; Blüten fast immer rötlich, seltener violett oder weiß; Tragblätter lineal, zugespitzt, schwach gewimpert, 2,3-5,0 mm lang, 2-3mal so lang wie der Blütenstiel, vor dem Aufblühen die Blütenknospen überragend, die beiden Vorblätter schmal-lanzettlich, etwa so lang wie der Blütenstiel, spät abfallend; Kelchblätter schräg abstehend, (2,0)2,2-3,5(3,8) mm lang, schwach dreinervig, kürzer als der geschlossene Teil der Krone, selten gleichlang; Flügel verkehrt-eiförmig bis breit-elliptisch, abgerundet, am Grund + genagelt (Basiswinkel  $55-80^{\circ}$ ), (3,5)4,0-7,5 mm lang und (2,0)2,2-4,5 mm breit; Flügelneratur fein, undeutlich, offen oder halb-geschlossen, mit 0-6 (8) Netzmaschen, Mediannerv von der Mitte an in 2-6 Äste gespalten, diese nur teilweise durch Anastomosen mit den Lateralnerven verbunden, 1-2 Medianfelder ausbildend, Lateralnerven bogenförmig verlaufend, jeder mit 10-20 freien Ästen im Randbereich, die nur vereinzelt 1-2 Lateralfelder umschließen; Krone (4,0)4,5-7,5 mm lang, der röhrige Teil etwa so lang wie der freie, Kronblätter die Flügel wenig überragend oder gleichlang; Krista deutlich abgegliedert, schräg abstehend, mit 14-30 (35) Fransen, diese 2,2-3,5 (4,0) mm lang, etwa so lang wie die Flügel; Griffel 1,8-2,6 mm



lang, etwa so lang wie der Fruchtknoten, Narbe in der oberen Hälfte inseriert;- Kapsel verkehrt-herzförmig, am Grund  $\pm$  keilförmig, 4,5-6,5 mm lang und 4,0-5,0 (5,5) mm breit, die Flügel zur Fruchtzeit etwa so breit wie die Kapsel oder wenig schmaler (FFB:KB=70-95%) und etwa so lang wie diese (FFL:KL=95-120%), breit geflügelt, mit 0,3-0,5 mm breitem Hautrand, Kelchblätter  $1/3$ - $1/2$  der Kapsellänge erreichend;- Samen länglich-eiförmig, dicht mit langen Borsten besetzt, 2,2-3,0 mm lang und 1,1-1,4 mm breit, Elaiosomlappen ungleich, der Rückenlappen verlängert, teilweise abstehend, die beiden Seitenlappen 0,7-1,3 mm lang und etwa 30-50 % der Samenlänge erreichend.

Variabilität: Ähnlich wie die Sippen der *P. vulgaris*-Gruppe läßt sich auch bei *P. comosa* ein breites Variabilitätsspektrum beobachten, das nicht zuletzt seine Ursachen in den wechselnden edaphischen Bedingungen hat. Im vegetativen Bereich wird vor allem die Wuchshöhe sowie die Dichte der Beblätterung wesentlich von der Wasserversorgung, der Sonnenexposition sowie vom Begleitwuchs bestimmt. So weisen beispielsweise jene Pflanzen der Kalk-Trockenrasen oft nur eine Wuchshöhe von 5-10 cm auf, während Individuen, die im hohen Gras wachsen eine Höhe von über 30 cm erreichen können. Wie der Beschreibung zu entnehmen ist, zeigen auch die Blütenmerkmale eine große Variationsbreite. So lassen sich Unterschiede in der Tragblattlänge beobachten wodurch teilweise nur schwach schopfige Infloreszenzen entstehen. Sehr variabel ist auch die Größe der Blüten. So schwankt etwa die Flügellänge zwischen 3,5 und 7,5 mm. Auch die Flügelform variiert zwischen breit-lanzettlich und rundlich-eiförmig. Dementsprechend veränderlich ist das Verhältnis der Fruchtflügel zur Kapsel. Hinsichtlich der Blütenfarbe lassen sich verschiedene Rottöne (rosa bis violett) beobachten, nur selten treten auch weiße Blüten auf. Im Untersuchungsgebiet sind vor allem 3 Varianten häufiger anzutreffen, die im folgenden kurz charakterisiert werden. Wenngleich die Merkmale der Extremtypen den Eindruck eigenständiger Sippen erwecken sei darauf hingewiesen, daß zahlreiche Übergangsformen existieren und eine geographische Trennung weitgehend fehlt.



Var.1- (*P. comosa* SCHKUR var. *pyramidalis* CHODAT, Bull. Soc. Bot. Genève 5: 144 (1889).)

Pflanze 20-35 cm hoch, aufrecht, kräftig, vielstengelig; untere Stengelblätter teilweise rosettenartig genähert, breit-elliptisch; Blütenstand deutlich schopfig, verlängert; Blüten groß, purpurrot; Flügel breit-elliptisch, schwach zugespitzt, 6,0-7,5 mm lang und 2,5-4,5 mm breit, etwa so breit wie die Kapsel (FFB:KB=90-110%) und wenig länger (FFL:KL=110-130 %); Flügelnervatur meist halbgeschlossen, mit 2-6 (8) Netzmaschen.

Var.2- (*P. comosa* SCHKUR var. *stricta* CHODAT, Bull. Soc. Bot. Genève 5: 145 (1889).)

Pflanze 10-20 cm hoch, aufrecht, kräftig, vielstengelig; untere Blätter früh abfallend, selten gedrängt stehend; Blütenstand schopfig, dicht; Blüten mittelgroß, rötlich-violett; Flügel verkehrt-eiförmig, stumpf, 4,5-6,5 mm lang und 2,5-4,0 mm breit, wenig schmaler als die Kapsel (FFB:KB=80-95 %) und etwa gleichlang (FFL:KL=95-115%); Flügelnervatur meist halbgeschlossen mit 1-4 Netzmaschen.

Var.3- (*P. lejeunei* BOREAU, Fl. centre France 1: 71 (1849).

*P. comosa* SCHKUR var. *lejeunei* (BOREAU) CHODAT, Bull. Soc. Bot. Genève 5: 147 (1889).)

Pflanze 5-15 cm hoch, aufsteigend bis aufrecht, wenigstengelig; untere Blätter klein, sehr locker stehend; Blütenstand nur schwach schopfig, dicht; Blüten klein, schwach gefärbt, hellrot bis rosa; Flügel länglich-eiförmig, stumpf, seltener mit kurzer Spitze, 3,5-6,0 mm lang und 2,0-3,5 mm breit, schmaler als die Kapsel (FFB:KB=70-90 %) und wenig kürzer oder gleichlang (FFL:KL=80-105%); Flügelnervatur fast immer offen, selten mit 1-3 Netzmaschen.

Verbreitung (Karte, Abb. 77.): Das Areal von *P. comosa* erstreckt sich von den nördlichen Teilen der Iberischen Halbinsel über Süd- und Mittelfrankreich nordwärts bis Belgien, greift weit nach Osten bis zum Mittelsibirischen Bergland aus, reicht im Süden des asiatischen Verbreitungsgebietes bis zur Kasachischen Schwelle und zum Tafelland von Turgai, erfaßt weite Teile Mittelrußlands, strahlt südlich bis Kleinasien aus und schließt weite Teile der Balkanhalbinsel ein. Einzelvorkommen finden sich noch in Südsandinavien, während die Art im atlantischen Bereich, so etwa auf den Britischen Inseln, in Ost- und Nordfrankreich sowie in Dänemark fehlt.



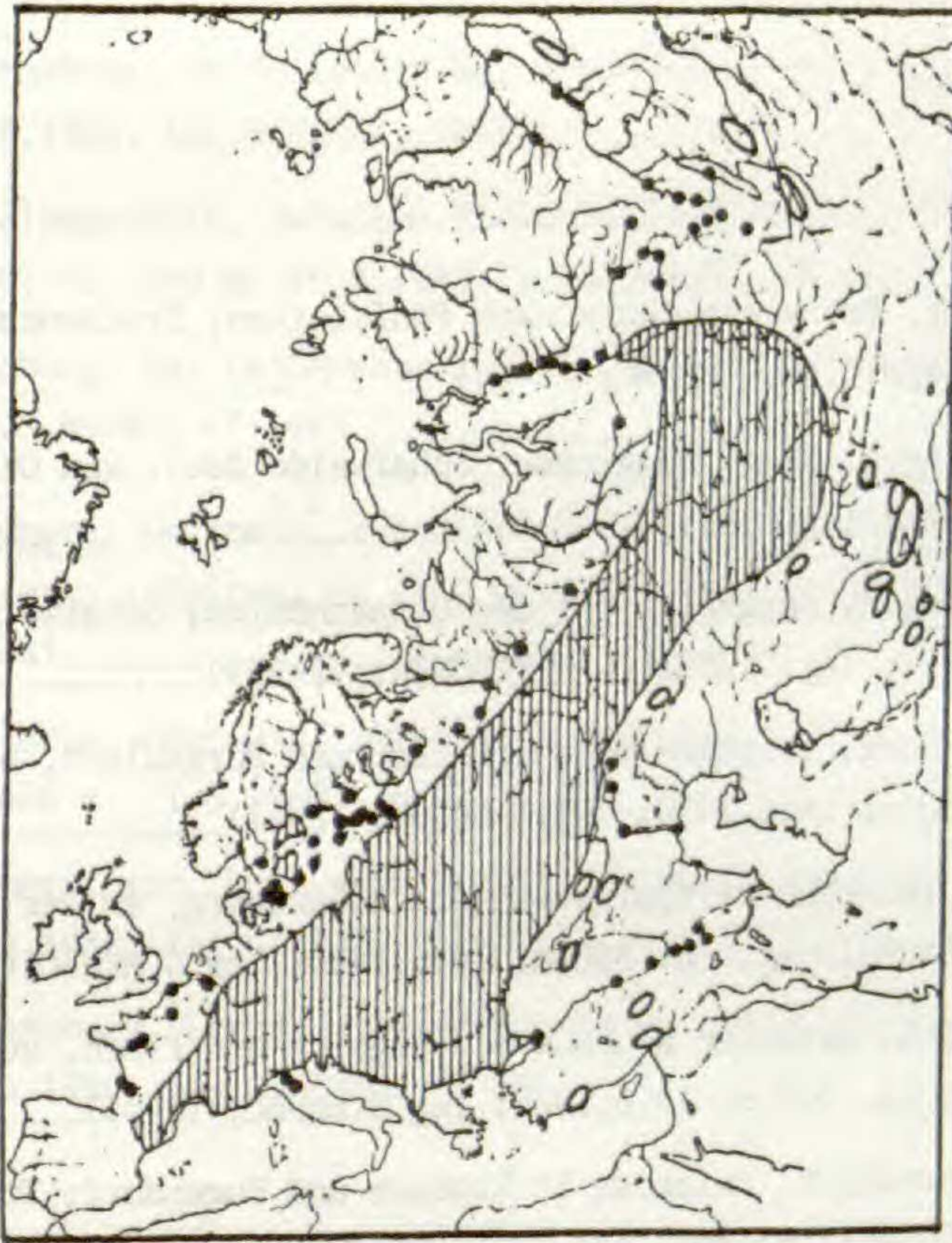


Abb. 77. Generalisierte Verbreitung von *P. comosa* (schraffierte Fläche) nach P.S.LINDBERG (1980) und HULTÉN (unpubl.). Ringe bezeichnen Angaben, die nicht genau lokalisiert werden konnten.

Standort: Planar, kollin bis montan (200-1000 m). Häufig in Kalk-Trockenrasen, an Wiesen und Wegrändern, in lichten Kiefernwäldern sowie an rasigen Hängen. Meist auf  $\pm$  trockenen, feinerdearmen,  $\pm$  tiefgründigen und basenreichen Unterlagen. Besonders auf Lehm- und Sandböden.

#### Karyologisch untersuchte Pflanzen

##### Frühere Zählungen:

MATTICK (in TISCHLER, 1950)	$2n=28-32$
LARSEN (1959)	$2n=28$
GLENDINNING (1960)	$2n=34$
BJÖRSE (in LÖVE & LÖVE, 1961)	$2n=34$



Eigene Zählungen:

Deutschland

- Bayern: Wemding, Fränk.Alb, kurz nach Fünfstetten; Trockenrasen; ca.460 m;  
16.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-44)..... 2n=34
- Nördlingen, Mönchsdeggingen; Schafweide östl. vom Ort; ca.400 m;  
8.7.1981; leg.G.HEUBL, (P-341)..... 2n=34
- Nördlingen, Bergfeld, bei den Offnethöhlen; Schafweide; ca.380 m;  
8.7.1981; leg.G.HEUBL & R.FISCHER; (P-339)..... 2n=34
- Weißenburg, zwischen Oberhochstatt und Burgsalach, nahe Eichelberg;  
ca. 600 m; 16.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-47)..... 2n=34
- Roth, zwischen Hiltpoltstein und Allersberg, an der Abzweigung  
nach Eichelburg, ca. 360 m; 16.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-48) 2n=34
- Auerbach, zwischen Neuhaus a.d.Pegnitz und Plech, kurz nach Neu-  
Höfen; ca. 500 m; 15.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-50)..... 2n=34
- Stadtsteinach, zwischen St-Zaubach und Rugendorf; Trockenhang;  
ca. 500 m; 17.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-54)..... 2n=34
- Weismain, zwischen Woffendorf und Baiersdorf; ca. 450 m; 17.6.1980;  
leg.G.HEUBL; (P-55)..... 2n=34
- Weismain, Kleinziegenfelder-Tal, bei Wallersberg; ca. 460 m;  
17.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-56)..... 2n=34
- Bamberg, zwischen Burgebrach und Ampferbach, Straßenrand; ca.350 m;  
18.6.1980; leg. G.HEUBL; (P-57)..... 2n=34
- Haßberge, zwischen Unterschleichach und Eltmann, im Harntwald;  
ca. 350 m; 18.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-58)..... 2n=34
- Würzburg, Volkach, zwischen Kreuzberg und Prosselsheim; ca. 280 m;  
18.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-60)..... 2n=34
- Obernburg a.M., kurz nach Mömlingen im Spessart; ca. 300 m;  
21.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-63)..... 2n=34
- Freising, am Ortseingang nach Wippenhausen; felsiger Hang;  
ca. 400 m; 15.8.1980; leg.G.HEUBL; (P-148)..... 2n=34



Bayern: Regensburg, am Keilstein bei Tegernheim; felsige Stellen; ca. 460 m;  
16.8.1980; leg.G.HEUBL; (P-151)..... 2n=34

-- Burglengenfeld, zwischen Birkenfeld und Roding; lichter Kiefern-  
wald; ca. 340 m; 16.8.1980; leg.G.HEUBL; (P-152)..... 2n=34

-- Mainburg, bei Leibersdorf; Kiefernwald; ca. 380 m; 16.8.1980;  
leg.G.HEUBL; (P-149)..... 2n=34

Baden-Württemberg: Wertheim, zwischen Steinbach und Kilsheim, am Weg zur  
Leiterholz-Spitze; ca. 400 m; 21.6.1980; leg.G.HEUBL;  
(P-64)..... 2n=34

-- Walldürn, Odenwald, zwischen Buchen und Mudau; Trockenrasen;  
ca. 440 m; 21.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-65)..... 2n=34

-- Gammertingen, kurz nach Neufra, Straßenböschung; ca. 730 m;  
26.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-87)..... 2n=34

-- Ravensburg, Linzgau, Deggenhausertal, bei Eckdorf; ca. 600 m;  
27.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-88)..... 2n=34

### Österreich

Vorarlberg: Lechtal, zwischen Untergriesau und Häselgehr; Straßenrand;  
ca. 700 m; 28.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-97)..... 2n=34

Tirol: Innsbruck, Inntal bei Zirl, kurz nach Eigenhofen; Kiefernwald;  
ca. 580 m; 30.7.1980; leg.G.HEUBL; (P-124)..... 2n=34

Salzburger-Land: Tennengebirge, Werfen, am Weg zur Eisriesenwelt; ca. 600 m;  
4.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-241)..... 2n=34

Steiermark: Wörschach, an der Straße zum Spechtensee; ca. 750 m; 4.6.1981;  
leg.G.HEUBL; (P-250)..... 2n=34

-- Sausalgebirge, hinter Gleinstätten in Richtung Saggau; ca. 350 m;  
12.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-292)..... 2n=34



Nieder-Österreich: Ötscherland, an der Straße von Lunz nach Mariazell,  
an der Abzweigung Lackenhof; ca. 700 m; 8.6.1981; leg.G.HEUBL;  
(P-265)..... 2n=34

-- Lilienfeld, an der Straße von Rotheau nach Mainburg, Plambach-  
ecker Höhe, ca. 600 m; 8.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-272)..... 2n=34

-- Melk, Dunkelsteiner Wald, zwischen Aggsbach und Kloster Maria  
Langeegg; Trockenrasen; ca. 650 m; 8.6.1981; leg.G.HEUBL;  
(P-273)..... 2n=34

-- Wien, Auffahrt zum Bisamberg; ca. 150 m; 9.6.1981, leg.G.HEUBL;  
(P-275)..... 2n=34

Burgenland: Leithagebirge, an der Straße von Hof nach Donnerskirchen;  
Straßenrand; ca. 400 m; 10.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-282)... 2n=34

Kärnten: Saualpe, an der Straße von Wolfsberg nach Preims; ca. 800 m;  
12.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-299)..... 2n=34

-- Völkermarkt, an der Straße nach Bleiburg, kurz vor Mittlern;  
Kiefernwald; ca. 400 m; 12.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-301)... 2n=34

-- Hermagor, Auffahrt zum Naßfeldpaß, beim Bodensee, Straßenböschung;  
ca. 900 m; 13.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-311)..... 2n=34

### Schweiz

Delemont, kurz nach dem Grenzübergang bei Kiffis, Trockenrasen; ca. 800 m;  
24.6.1980; leg.G.HEUBL; (P-75)..... 2n=34

### Italien

Südtirol: Pustertal, zwischen Toblach und Niederdorf; Straßenrand; ca. 1100 m;  
13.6.1981; leg.G.HEUBL; (P-313)..... 2n=34

Trient: Gardasee-Gebiet, Val Concei, kurz nach Enguiso, beim Sägewerk;  
ca. 780 m; 26.5.1981; leg.G.HEUBL; (P-207)..... 2n=34

-- Gardasee-Gebiet, Malcesine, Mittelstation der Seilbahn; ca. 1100 m;  
26.5.1981; leg.G.HEUBL; (P-208)..... 2n=34

-- Rovereto, an der Straße von S.Felice zum Monte Velo; ca. 700 m;  
26.5.1981; leg.G.HEUBL; (P-210)..... 2n=34





Abb. 78. *Polygala comosa*



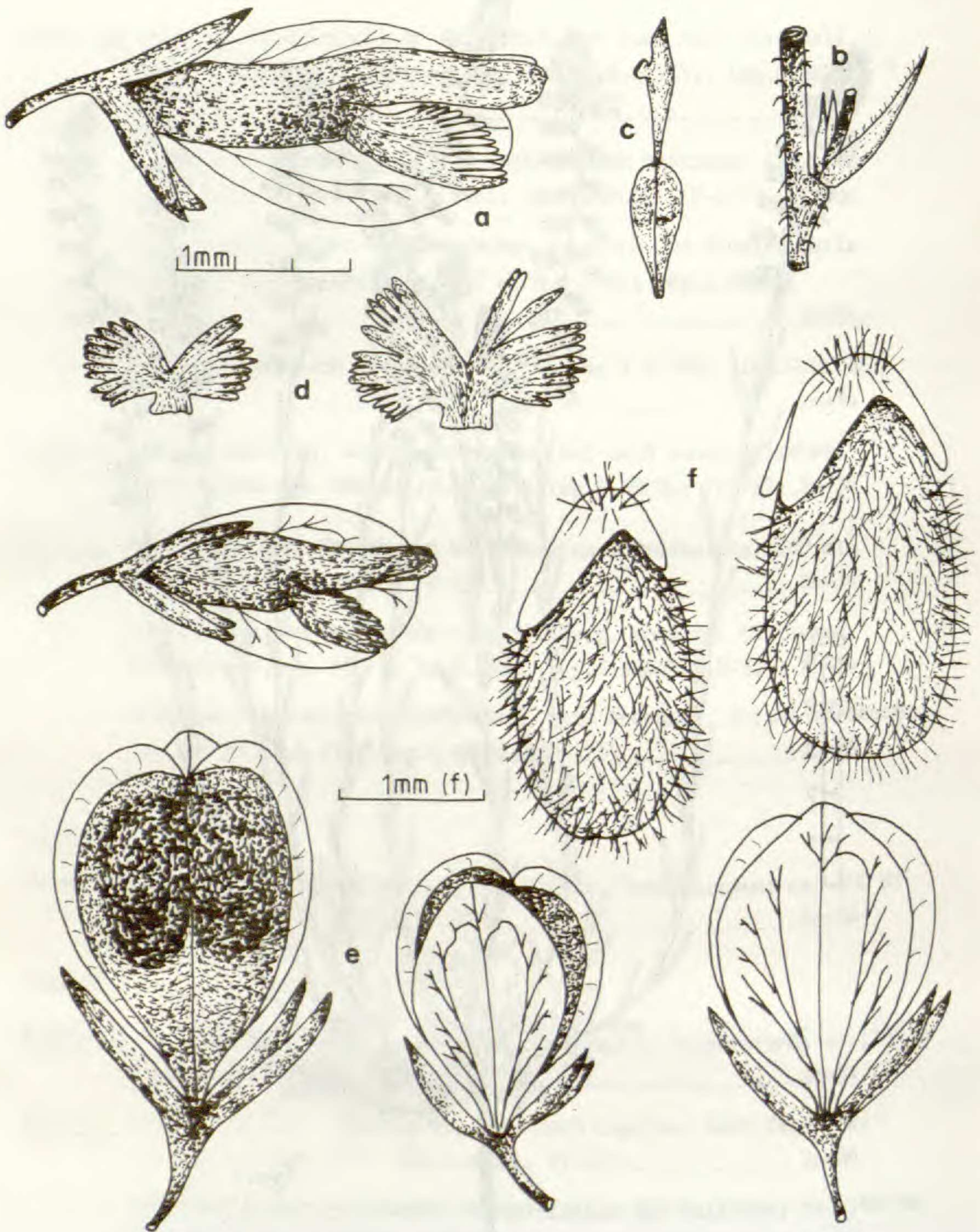


Abb. 79. *Polygala comosa*. a-Blüte, Seitenansicht. b-Tragblatt, Vorblätter Blütenstiel. c-Griffel. d-Kronblattanhängsel. e-Kapsel. f-Samen.



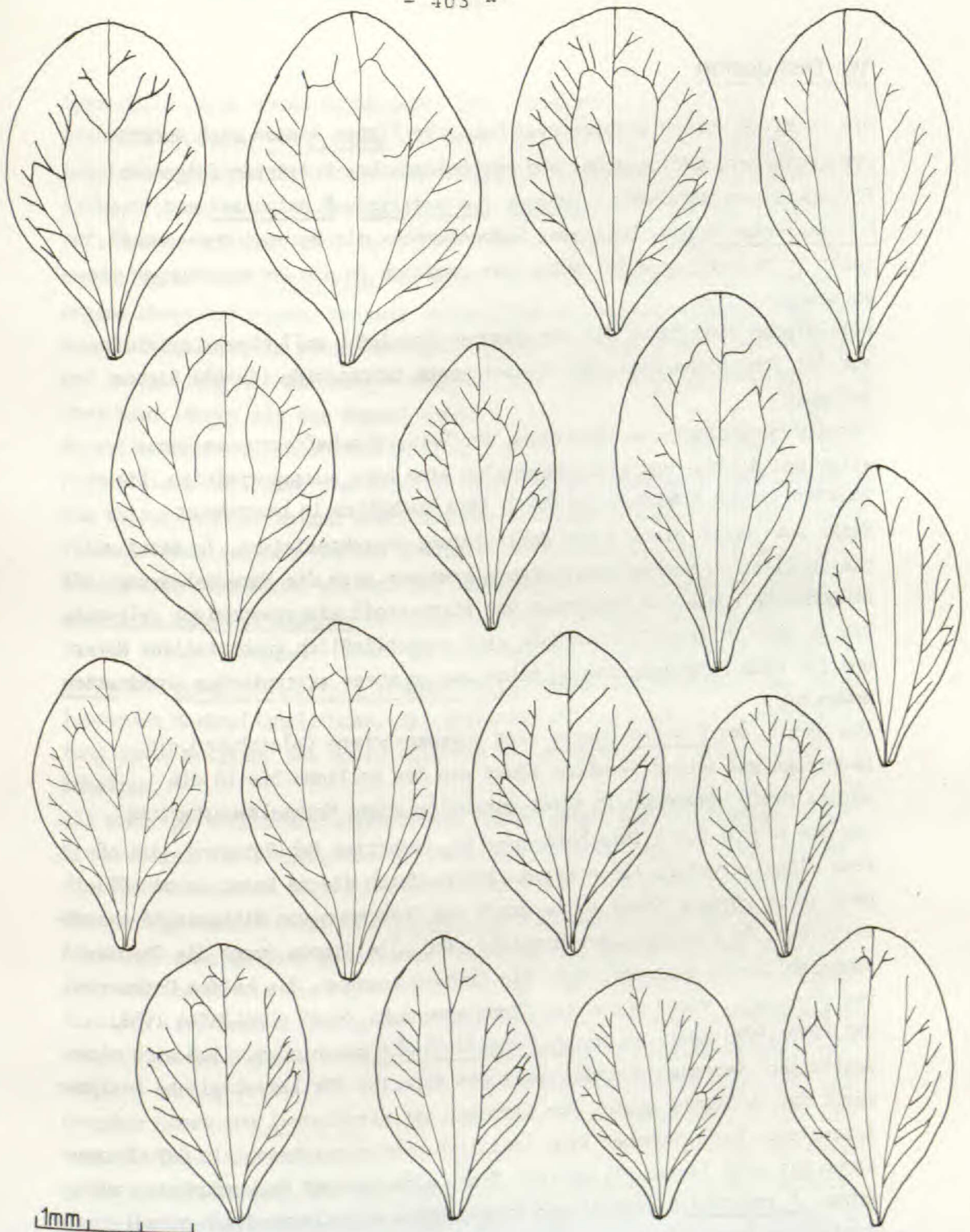


Abb. 80. *Polygala comosa*. Flügel und Flügelnervatur.



## 15. Diskussion

Die in Mitteleuropa verbreiteten *Polygala*-Sippen lassen sich aufgrund zytologischer, ökologischer und morphologischer Kriterien folgenden Formenkreisen zuordnen: *P. amara*-, *P. alpestris*-, *P. vulgaris*- und *P. nicaeensis*-Gruppe. Letzterer Sippenkomplex mit Verbreitungsschwerpunkt im Mediterrangebiet wurde nur randlich in die Untersuchungen mitbezogen.

Alle Sippen sind durch die Chromosomen-Grundzahl  $x=17$  charakterisiert, auf der zahlreiche diploide ( $2n=34$ ) sowie tetraploide ( $2n=68$ ) Sippen aufbauen.

Für die morphologische Abgrenzung der Verwandtschaftsgruppen kommt vor allem den Blüten- und Fruchtmerkmalen eine hohe Aussagekraft zu. Die meisten Sippen sind bereits durch ihre Wuchsform, in besonderer Weise aber durch die Art der Beblätterung charakterisiert. In Bezug auf die qualitative Merkmalsausstattung erweisen sich die Samenbehaarung, die Blütenfarbe sowie das Vorkommen von Bitterstoff als taxonomisch relevant. Die übrigen Differentialmerkmale sind ausschließlich quantitativer Natur und für eine Sippenabgrenzung meist nur in ihrer arttypischen Kombination anwendbar.

Die Sippen der *P. amara*-Gruppe sind ausgesprochene Calciphyten, die bevorzugt auf wechselfeuchten Böden von der kollinen bis in die alpine Stufe vorkommen. In ihrer morphologischen Merkmalsausstattung ist die Gruppe durch ihre heterophylle, rosettige Beblätterung, die offene Flügelnervatur, lange Kelchblätter, durch die im Bezug zu den Flügeln stets kürzere Krone sowie durch das Vorkommen von Bitterstoff charakterisiert. In zytologischer Hinsicht sind alle Sippen durch die Chromosomenzahl  $2n=34$  ausgezeichnet. Die frühere Annahme, die beiden Unterarten von *P. amara* L. wären durch die Chromosomenzahl  $2n=28$  (SKALINSKA 1959, UHRIKOVA 1978) deutlich von *P. amarella* CRANTZ geschieden, ließ sich nicht bestätigen, wenngleich osteuropäisches Material für karyologische Analysen nicht zur Verfügung stand. Der Karyotyp ist strukturell nur wenig differenziert. Hervorzuheben sind lediglich zwei heterobrachiale SAT-Chromosomen mit sehr langen Filamenten, denen eine gewisse Markerfunktion zukommt. *P. amarella* besiedelt ein ausgedehntes mitteleuropäisch-mittelrussisches Areal. Dementsprechend vielfältig sind auch die Standorte, an denen sich die Art findet. Ihre ökologische Amplitude reicht von Pionierstandorten über kalkreiche Trockenrasen bis zu Moorwiesen, wo diese leicht



hygrophile Sippe ihren Schwerpunkt hat. Im Gegensatz dazu sind die beiden Sippen von P. amara auf einen relativ engen ökologischen Bereich beschränkt. Sie treten bevorzugt in Bergwiesen, Steinrasen und Kalkgeröll, seltener in Quellfluren der alpinen und subalpinen Stufe auf, finden sich aber auch in montanen Pinus nigra-Beständen.

Morphologisch ist P. amarella vor allem durch die Kleinheit der Blütenorgane charakterisiert. Weitere kennzeichnende Merkmale finden sich im kurzen Tragblatt, im wenigfransigen, undeutlich abgegliederten Anhängsel und in den länglich-eiförmigen Flügeln, die immer deutlich schmaler, aber kaum länger als die Kapsel sind.

Bisweilen haben die hochwüchsigen, locker beblätterten Sumpfformen von P. amarella CRANTZ eine ungewöhnlich hohe taxonomische Bewertung erfahren. Die Kulturversuche zeigen aber, daß diese Merkmale genetisch nicht fixiert sind, sondern von den ökologischen Bedingungen am Standort modifikatorisch beeinflußt werden. Die taxonomische Einstufung als subsp. austriaca (CRANTZ) JANCHEN ist deshalb nicht aufrecht zu erhalten.

Die in "Flora Europaea" (1968) unterschiedenen Taxa P. amara L. subsp. amara und subsp. brachyptera (CHODAT) HAYEK wurden in Anbetracht der überlappenden Merkmalsamplituden, der ähnlichen ökologischen Differenzierung sowie aufgrund der chorologischen Beziehungen, als Unterarten beibehalten.

Als wichtige Unterscheidungsmerkmale können neben der Kelchblatt- und Kronenlänge, die Flügelgröße und Form, die Fransenlänge, vor allem aber die Verhältnisswerte der Fruchtflügel zur Kapsel herangezogen werden.

Die geringe Variabilität der subsp. amara läßt ebenso wie das reliktdäre Areal auf eine gewisse genetische Fixierung und morphologische Erstarrung schließen, wie sie auch für andere isolierte Reliktsippen charakteristisch ist. Auch in den großen, noch wesentlich stärker auf Entomogamie ausgerichteten Blüten, scheint ein ursprünglicher Charakter bewahrt zu sein.

Demgegenüber ist P. amarella durch eine ausgeprägte Selbstkompatibilität ausgezeichnet, die offensichtlich mit einer deutlichen Abnahme der Blütengröße korreliert ist. Die verminderte Anlockungswirkung der Blüten wird durch dominierende Autogamie kompensiert, wodurch auch unter ungünstigen Bedingungen eine ausreichende Samenproduktion gewährleistet ist. Die



enge räumliche Beziehung der Antheren zur Narbe wirkt sich diesbezüglich sehr günstig aus. Die starke Einschränkung der Fremdbestäubung hat allerdings zur Folge, daß die Rekombinationsrate deutlich herabgesetzt wird und eine  $\pm$  monomorphe Merkmalsausprägung zum Tragen kommt.

Im Gegensatz dazu steht die auffallende Variabilität von *P. amara* subsp. *brachyptera*, die sich vor allem in jenen Bereichen zeigt, wo ein sympatrisches Vorkommen mit *P. alpestris* REICHENB. oder *P. amarella* gegeben ist.

Wenngleich der Bastardcharakter solcher Formen weder aus der Chromosomenzahl noch aus der Chromosomenstruktur schlüssig zu beweisen ist, ergeben sich aus der bisweilen intermediären Merkmalsausprägung sowie der herabgesetzten Pollenfertilität deutliche Hinweise für diese Annahme.

Die Tatsache, daß vor allem bei jenen Formen im mitteldeutschen Raum immer stärker der *amarella*-Charakter durchbricht, spricht für eine gerichtete introgressive Hybridisation. Eine langsame "Aufbastardierung" in den außeralpinen Exklaven wird zwar durch die vorherrschende Autogamie verzögert, zeichnet sich aber deutlich ab.

Die Vermutung liegt nahe, daß auch die abweichenden Karpatenformen der subsp. *brachyptera* (CHODAT) HAYEK (var. *carpatica* (WOLOSZCZAK) PAWL. und var. *balatonica* BORBAS) das Ergebnis einer Einkreuzung seitens *P. alpestris* oder *P. amarella* sind. Es scheint wenig angebracht, diese Übergangsformen in ein taxonomisches Konzept zwingen zu wollen, das in der Praxis nur zu Verwechslungen Anlaß gibt. Die taxonomische Einstufung als *P. amarella* CRANTZ subsp. "*amblyptera*" (KOCH) JANCHEN, wie in manchen Floren üblich, läßt sich aufgrund der langen, dichten Samenbehaarung und -größe, des längeren Tragblattes, des viellappigen Anhängsels und der längeren Kelchblätter nicht aufrecht erhalten. Auch eine Abtrennung als Unterart der *P. amara* L. ist wegen der geringen morphologischen Ungleichwertigkeit, der ähnlichen ökologischen Ansprüche und der weitgehend fehlenden arealmäßigen Differenzierung kaum vertretbar.

Die phytochemischen Untersuchungen zeigen, daß das Merkmal "Bitterstoff" konstant für die *P. amara*-Gruppe ist und zur taxonomischen Klassifizierung herangezogen werden kann. Inwieweit dieser einseitig festgelegte Syntheseweg durch Mutation aus nicht bitteren terpenoiden Vorstufen abzuleiten ist, müssen erst weitere Untersuchungen zeigen. Aus dem Erbverhalten geht aber hervor, daß dieses Merkmal dominant vererbt wird.

Auch die Sippen der *P. alpestris*-Gruppe, mit Verbreitungsschwerpunkt in



den südosteuropäischen Gebirgen, sind diploid mit  $2n=34$  Chromosomen. Grundlegende Ähnlichkeiten mit den *P. amara*-Sippen bestehen sowohl in den ökologischen Ansprüchen als auch in der Karyotypdifferenzierung, aber auch hinsichtlich der palynologischen Merkmale. Morphologisch sind sie durch folgenden Merkmalsbestand geschieden: fehlende Rosetten, Grundblätter viel kleiner als die auffällig vergrößerten Stengelblätter, ohne Bitterstoff, Kelchblätter etwa so lang wie die Kronblatteinschnürung, Flügel + rundlich, Kapsel schmal geflügelt. Das größte Areal innerhalb dieser Gruppe nimmt *P. alpestris* REICHENB. subsp. *alpestris* ein, die von den Karpaten über den gesamten Alpenraum bis in die Pyrenäen verbreitet ist. Geographisch getrennt aber morphologisch sehr ähnlich ist *P. alpestris* subsp. *croatica* (CHODAT) HAYEK, die in den Gebirgen der Balkanhalbinsel von Slowenien bis Albanien ein zusammenhängendes Areal besiedelt. Die bisweilen vergrößerten und rosettig gedrängten Grundblätter lassen ebenso wie die Merkmale im Blütenbereich Beziehungen zu *P. amara*, insbesondere zur subsp. *brachyptera* erkennen. Das Fehlen an Bitterstoff, die undeutliche Rosettenbildung, die geringe Wuchshöhe, die vergrößerten Stengelblätter, die kompakten Infloreszenzen und die kurzen Kelchblätter rechtfertigen jedoch die taxonomische Einstufung als Unterart von *P. alpestris*. Auch *P. carueliana* (A.W. BENN.) BURNAT ex CARUEL, ein Endemit der Apuanischen Alpen läßt sich aufgrund der Wuchsform, der Beblätterung, der offenen Flügelnervatur, der kurzen Kelchblätter sowie des wenigklappigen Anhängsels der *P. alpestris*-Gruppe zuordnen. Dennoch unterstreichen einige sippenspezifische Merkmale, wie etwa die sichelförmigen Flügel, die ringsum geflügelte Kapsel sowie die eigenartige, rötlich-braune Färbung der Korolle die isolierte Stellung dieser Sippe. Auch die neuerlich als eigene Art geführte *P. angelisii* TEN., mit weiter Verbreitung im Apennin, besitzt eine ähnliche Merkmalsgarnitur wie *P. alpestris* subsp. *alpestris*. Ihre Zugehörigkeit zu dieser Gruppe steht außer Zweifel, wenngleich ihr taxonomischer Wert einer kritischen Überprüfung bedarf.

Die westalpin-pyrenäisch verbreitete *P. alpina* (POIRET) STEUDEL gleicht zwar hinsichtlich der vorhandenen Rosetten, der kleinen Blüten sowie der offenen Flügelnervatur den Sippen der *P. amara*-Gruppe, jedoch lassen das extrem kurze Tragblatt, die wenigblütigen, seitlich ansetzenden Infloreszenzen und die blaßblauen Blüten mit ihren lanzettlichen Flügeln deutliche Beziehungen zu *P. serpyllifolia* HOSE erkennen, die als Parallelsippe im Tief-



land verbreitet ist.

Ebenso wie *P. alpina* sind auch die beiden ozeanischen Elemente *P. serpyllifolia* und *P. calcarea* F.W. SCHULTZ durch sterile Kriechtriebe charakterisiert, die sich in der Heide- oder Magerrasenvegetation locker ausbreiten und einen gewissen Anklang an vegetative Vermehrung durch Ausläufer erkennen lassen.

Im Arealbild zeigt die submediterran-subatlantisch verbreitete *P. calcarea* weitgehende Übereinstimmung mit *P. serpyllifolia*, jedoch ist die größere Thermophilie dafür verantwortlich, daß erstere in den küstennahen Bereichen Frankreichs fehlt, dafür aber in jene Gebiete einstrahlt, die durch auffallend mediterrane Elemente charakterisiert sind. Das in den südwestmediterranen Raum ausgerichtete Areal läßt ebenso wie einige Differentialmerkmale (verlängertes Tragblatt, seitlicher Elaisomlappen halb so lang wie der Samen, breit-elliptische Flügel mit halbgeschlossener Nervatur, kurz gestielte Kapsel) nähere Beziehungen zur *P. nicaeensis*-Gruppe vermuten, obwohl tiefgreifende Unterschiede in der Wuchsform sowie in der rosettenartigen Beblätterung bestehen.

Wesentlich ausgeprägter ist in dieser Hinsicht die morphologische Übereinstimmung von *P. comosa* SCHKUHR mit den kleinblütigen *P. nicaeensis*-Sippen.

Die schopfige Infloreszenz, das extrem lange Tragblatt, das viellappige Anhängsel, die meist rötlich gefärbten Blüten, die  $\pm$  verlängerte Krone und das lange Samenanhängsel stellen ebenso wie die Spezialisierung auf xerotherme, kalkreiche Standorte, die Zugehörigkeit zu diesem im Mittelmeergebiet zentrierten Formenkreis außer Zweifel.

Eine in sich geschlossene, wenngleich auch sehr heterogene Einheit bilden die Sippen der *P. vulgaris*-Gruppe. Die früher mitgeteilten karyologischen Daten sprachen für die Annahme, daß dieser polymorphe Formenkreis auf den Basiszahlen  $x=6,7,8$  und  $x=17$  aufbauen würde und demzufolge tetraploide, hexaploide und oktoploide Sippen existieren. Die eigenen Untersuchungen lassen aber keinen Zweifel daran, daß es sich um einen ausschließlich tetraploiden Sippenkomplex mit der Chromosomenzahl  $2n=68$  handelt. Die bisweilen sehr abweichenden Zählungen dürften zum Teil auf Fehlbestimmungen, andererseits auch auf Meioseunregelmäßigkeiten (frühzeitige Separation der Chromosomen, irreguläre Tetraden und Univalentbildungen) zurückzuführen sein.



Deutlich ausgeprägt ist bei den Sippen der *P. vulgaris*-Gruppe die Zunahme der Pollengröße, der Aperturenzahl sowie die Fläche der Apocolpien in Abhängigkeit von der Tetraploidie.

Die eingehende Durchforschung dieser Verwandtschaftsgruppe zeigte, daß neben zahlreichen Lokalformen auch mehrere geographisch separierte und in ihrer Merkmalsausprägung gut geschiedene Sippen existieren.

Die Sammelart *P. vulgaris* läßt sich in 4 Unterarten aufspalten, die durch eine gewisse Spezialisierung auf  $\pm$  saure (*P. vulgaris* subsp. *oxyptera*/*P. v.* subsp. *collina*) bzw. basische Substrate (*P. vulgaris* subsp. *vulgaris*/*P. v.* subsp. *calliptera*) ausgezeichnet sind.

Ein west-östlich gegliedertes Sippenpaar bilden die subsp. *collina* (REICHENB.) BORBAS und die subsp. *oxyptera* (REICHENB.) DETHARD., die durch folgende Merkmalskombination charakterisiert sind: aufsteigende bis aufrechte Wuchsform, obere Stengelblätter wenig vergrößert, Infloreszenz  $\pm$  armbütig, Blüten meist weiß, Tragblatt kürzer als der Blütenstiel, Flügel lanzettlich, zugespitzt, kaum länger als die reife Kapsel aber immer schmaler als diese, Kronblattanhängsel wenigfransig, Griffel länger als der Fruchtknoten.

Die ausschließlich westlich orientierte sehr kleinblütige subsp. *collina* besiedelt ein typisch atlantisch-subatlantisches Areal, wo sie bevorzugt in Küstennähe auf sandigen, bisweilen auch salzhaltigen Böden auftritt. Morphologisch sind vor allem das sehr kurze Tragblatt, die kleinen  $\pm$  eiförmigen Flügel, die kurzen Kelchblätter sowie die stark verlängerte Krone hervorzuheben. Als Besonderheit tritt bei einigen Küstenformen eine ausgeprägte Bewimperung aller Blütenteile auf, ein Merkmal, dem von früheren Autoren eine zu große Bedeutung beigemessen wurde.

Die im Merkmalsbestand der subsp. *collina* auftretenden Parallelen zur diploiden *P. serpyllifolia* sowie die Übereinstimmungen im ökologischen Verhalten und in den Arealbildern haben nicht selten zu Verwechslungen geführt. Eine Trennung sollte aber bereits aufgrund der Wuchsform, der vorhandenen sterilen Triebe, der teilweise gegenständigen Beblätterung und der seitlich übergipfelnden Infloreszenzen möglich sein. Die für *P. serpyllifolia* angegebene Chromosomenzahl von  $2n=68$  wird rückblickend verständlich.

Im Gegensatz zur westlich verbreiteten *P. vulgaris* subsp. *collina* ist *P. vulgaris* subsp. *oxyptera* auf ein südöstliches,  $\pm$  kontinentales Areal beschränkt, dessen Westgrenze am Rhein erreicht wird. Entsprechend den



Standortsansprüchen tritt diese  $\pm$  xerophile Sippe bevorzugt in Silikatemagerrasen sowie in Heiden auf.

Die am weitesten verbreitete Sippe dieser Gruppe ist die Typus-Unterart subsp. vulgaris, die ebenso wie subsp. calliptera (LE GRAND)ROUY & FOUC. kalkreiche Unterlagen bevorzugt. Beide Sippen sind durch folgende Merkmale ausgezeichnet: kräftiger, aufrechter Wuchs, dichte Beblätterung, vielblütige Infloreszenzen, blaue oder violette Blütenfarben, breite, verkehrt-eiförmige Flügel, vielfransige Anhängsel, Griffel so lang wie der Fruchtknoten, Kapsel so breit wie die Flügel aber fast immer deutlich kürzer als diese.

Hinsichtlich der Karyotypdifferenzierung sowie der Merkmalsausprägung wäre die Deutung möglich, daß die tetraploide subsp. *vulgaris* aus einer allopolyploiden Kombination von *P. comosa* und *P. serpyllifolia* hervorgegangen ist. *P. serpyllifolia* könnte die Netznervatur der Flügel, die Blütenfarbe, die verlängerte Krone sowie die kurzen Kelchblätter beigesteuert haben, während *P. comosa* als anderer Elter für das verlängerte Tragblatt, die Wuchsform und Beblätterung sowie für die vielblütige Infloreszenz verantwortlich wäre. Auch die große ökologische Plastizität ließe sich aus einer Kombination sehr konträrer Eigenschaften hinreichend erklären. Gut mit dieser hypothetischen Genese in Einklang stehen würde auch die im Vergleich zu den Elternarten größere Verbreitung.

Die subsp. calliptera (LE GRAND)ROUY & FOUC. ist durch ein fast submediterranes Areal charakterisiert, wo sie vor allem auf trockenen, basen- und meist kalkreichen Böden vorkommt. Innerhalb der *P. vulgaris* Gruppe kommen dieser Sippe hinsichtlich der Größe einzelner Organe Extremwerte zu. Ihr hoher Wuchs, die verlängerten Stengelblätter, die langen Kelchblätter, die etwa die Kronblatteinschnürung erreichen, die stark netzmaschigen Flügel, die der Kronblattlänge gleichkommen und das verlängerte Tragblatt sind ihre auffallensten Merkmale.

Durch das Vorkommen verschiedener terpenoider Substanzen sind die einzelnen Arten auch chemisch weitgehend charakterisiert. Im folgenden wird der Versuch unternommen, die Übereinstimmung der chromatographischen Stoffspektren den gewonnenen Erkenntnissen aus Morphologie, Zytologie sowie Palynologie gegenüberzustellen. In Abb. 81. sind die prozentualen Übereinstimmungen zwischen den Sippen dargestellt.



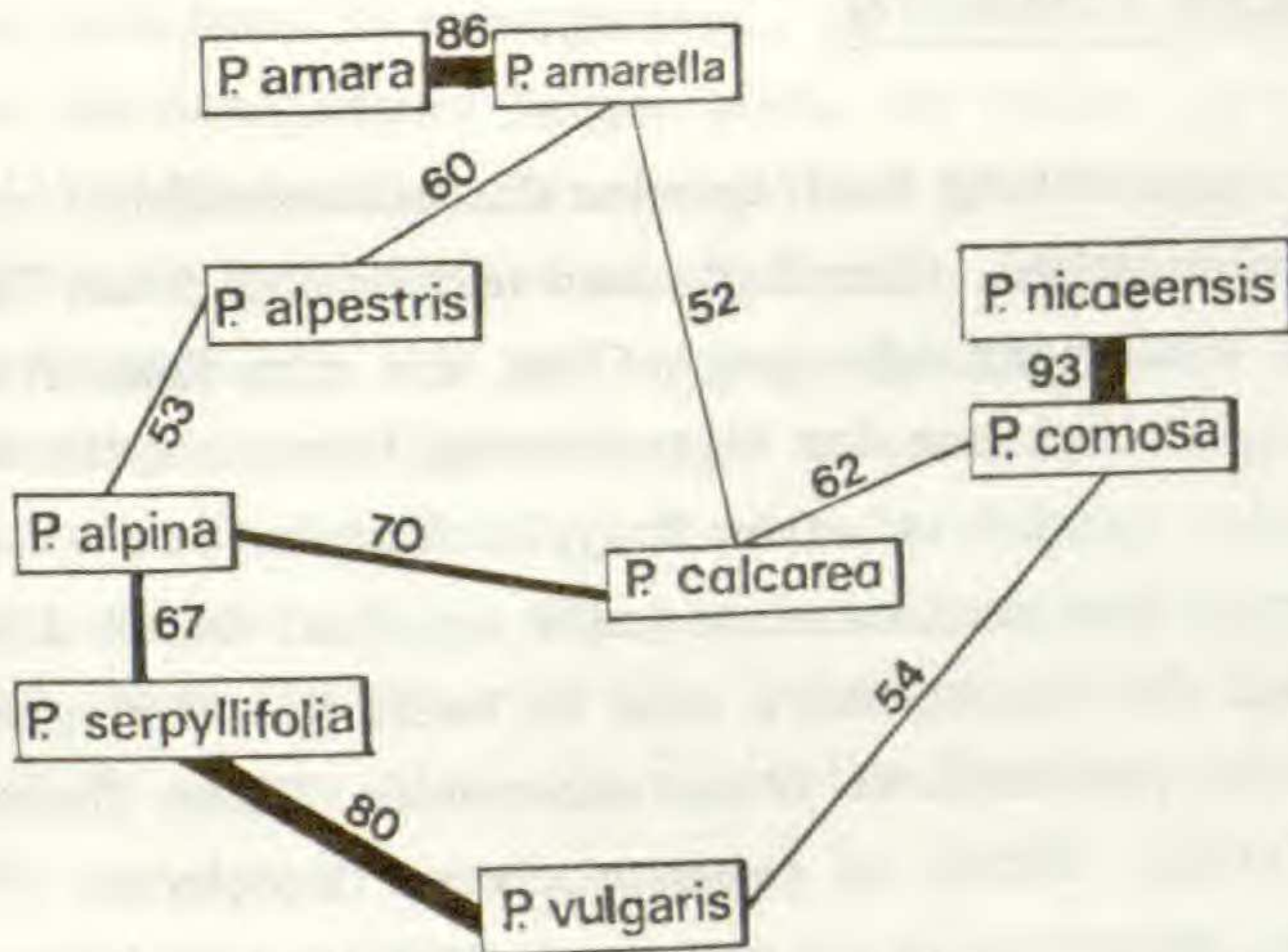


Abb. 81. Chemische Übereinstimmung der untersuchten *Polygala*-Arten hinsichtlich terpenoider Inhaltsstoffe. (Berücksichtigt wurden nur Übereinstimmungen über 50 %)

Aus dem Schema geht hervor, daß die formale Einteilung in drei Formengruppen eine weitgehende Bestätigung findet. Deutlich zum Ausdruck kommen die engen Beziehungen zwischen *P. amara* und *P. amarella* sowie zwischen *P. comosa* und *P. nicaeensis*. Auch die aus der Karyologie und Morphologie erschlossene Beteiligung von *P. serpyllifolia* an der Entstehung von *P. vulgaris* wird erhärtet. Die Annahme, bei *P. alpina* und *P. serpyllifolia* liege ein Artenpaar mit gemeinsamen Ursprung vor, wird nur teilweise erkennbar. Wenig deutlich ausgeprägt ist die Beziehung von *P. alpestris* zu den *P. amara*-Sippen. Offen bleibt auch der Anschluß von *P. calcaria* sowie die Stellung von *P. serpyllifolia* zu den anderen diploiden Sippen.



## 16. Raum-zeitliche Entfaltung

In Anbetracht der gegenwärtig vorliegenden Chromosomenzahlen sowie der verfügbaren morphologischen, chorologischen und ökologischen Ergebnisse sind grundlegende Voraussetzungen geschaffen, die eine Rekonstruktion der raum-zeitlichen Entfaltung der Sippen ermöglichen. Die Untersuchungen zeigen, daß es sich um einen Polyploidkomplex handelt, in dem die diploiden Sippen eine dominierende Rolle spielen. Durch divergente Differenzierung auf der Diploidstufe sind im Laufe der Phylogenie mehrere Formenkreise mit gut geschiedenen Arten entstanden. Diese Phase der "Primärdifferenzierung" führte zu ausgesprochenen Oreophyten (*P. amara-alpestris*-Gruppe), andererseits entstanden im Mediterrangebiet zahlreiche Xerophyten (*P. nicaeensis-comosa*-Gruppe) denen ausgesprochen ozeanische Elemente (*P. serpyllifolia/P. calcarea*) gegenüberstehen. Von letztgenannten Gruppen ausgehend wurden in geologisch jüngerer Zeit durch Polyploidisierungsvorgänge die Sippen der *P. vulgaris*-Gruppe aufgebaut.

Eine in sich geschlossene Einheit bilden die diploiden Sippen der *P. amara-alpestris*-Gruppe mit Verbreitungsschwerpunkt in den Ostalpen und den angrenzenden südöstlichen Gebirgen. Innerhalb dieser Gruppe nimmt die subsp. *amara* eine + isolierte Position ein, was auch in dem disjunkten Reliktareal zum Ausdruck kommt. Die Beschränkung dieser Sippe auf das Refugialgebiet am Nordost-Rand der Alpen sowie der geringe postglaziale Arealzuwachs lassen auf ein Überdauern der Eiszeit in diesem begünstigtem Erhaltungsraum schließen. Ähnliche Bindungen alpiner und montaner Sippen an eiszeitlich unvergletscherte Räume wurden auch von MERXMÜLLER (1952-54) sowie von NICKELFELD (1972) an zahlreichen anderen Beispielen dargelegt.

Im Gegensatz zu diesem Reliktareal, ist das disjunkte Verbreitungsbild der nahe verwandten subsp. *brachyptera*, auch von postglazialen Arealexpansionen geprägt. Man kann davon ausgehen, daß diese Sippe bereits prähwürmeiszeitlich den Nordalpenbereich und die Ostkarpaten besiedelt hat und die heutigen Arealdisjunktionen erst im letzten Glazial geschaffen wurden. Während man für den nordöstlichen geschlossenen Arealanteil eine "Rückwanderung auf kurze Distanz" (HOLDHAUS 1954) aus den Refugialgebieten annehmen muß, lassen sich die Vorkommen im Bereich der mittleren Nordalpen nur durch eine glaziale Überdauerung in Kleinrefugien erklären (MERXMÜLLER 1952-54).



Die Einzelvorkommen im Ammergebirge, im Karwendelgebiet, in den Tegernseer- und Berchtesgadener Bergen sowie das Fehlen im Bereich des ehemaligen Iller-Rhein-Gletschers sind deutliche Hinweise für diese Annahme. Damit im Einklang stehen würde auch die postglaziale Ausbreitung ins Alpeninnere, die nur in jenen Teilbereichen stattgefunden hat, wo die orographischen Gegebenheiten einen unmittelbaren Anschluß ermöglichten (Berchtesgadener → Kitzbüheler Alpen), während beispielsweise Inn- und Lechtal ein Übergreifen auf benachbarte Gebirgsstöcke verhindert haben. Die inneralpinen Vorkommen, so etwa in den Dolomiten, wären demzufolge nur durch ein glaziales Überdauern in situ zu interpretieren.

Bezeichnender Weise fallen auch die isolierten Vorkommen in der Nordschweiz mit einer Vielzahl an Kleinrefugien zusammen, die zwischen Vierwaldstätter-See und Rätikon angenommen werden, was für ein wärmezeitliches Überdauern an den Eisrandlagen des Rheingletschers sprechen würde.

Die außeralpinen Exklaven im Schwarzwald und Spessart, ferner in Thüringen sowie im Südharz lassen sich nur einer spät-oder postglazial erfolgten Arealexpansion nach Norden deuten.

Auch andere Teilglieder ausschließlich alpiner Formenkreise (*Pleurospermum austriacum* (L.) HOFFM., *Coronilla vaginalis* LAMK.) zeigen ähnliche Arealerweiterungen, wobei die heutigen Disjunktionen weniger eiszeitlich als vielmehr "wärmezeitlich" bedingt sind.

Auch die Einzelvorkommen in den Ungarischen Mittelgebirgen sind das Ergebnis einer glazialen Verdrängung in die eisfreien Gebiete. Wie die pollenanalytischen Studien von ZOLYOMI (1953, 1959) zeigen, waren die Gebirge im Innern des Pannonischen Beckens von ausgeprägtem Refugialcharakter, die an begünstigten Stellen eine Erhaltung alpiner Pflanzengesellschaften ermöglichten.

Diesem Disjunktareal der subsp. *brachyptera* sowie dem Reliktareal der subsp. *amara* steht das ausgedehnte Verbreitungsgebiet von *P. amarella* gegenüber, das sich nur durch die große ökologische Plastizität dieser Sippe erklären läßt. Die außergewöhnliche Kolonisationsfähigkeit ist kausal eng mit dem Auftreten einer obligaten Mykorrhiza, sowie mit dominierender Autogamie verknüpft. Diese Anpassungen haben es der Art er-



möglichst postglazial das potentiell zur Verfügung stehende Areal fast lückenlos zu besiedeln (trotz myrmekochorer Nahverbreitung der Samen).

Die ökologisch-geographischen Gegebenheiten und die morphologisch deutlich fixierten Sippenzäsuren zwischen *P.amara* und *P.amarella* weisen auf eine frühzeitige Differenzierung hin. Demgegenüber ist die Entstehung der subsp.*brachyptera* wohl erst in jüngerer Zeit (Pleistozän) erfolgt, wobei man einerseits eine diluviale Isolation und Rassenbildung in Erwägung ziehen könnte, andererseits auch eine Entstehung durch Hybridisierung aus *P.amarella* und *P.amara* denkbar wäre. Die intermediäre Stellung in fast allen Differentialmerkmalen, der stärkere Expansionsdrang und die größere Variabilität sprechen für letztere Annahme. Hinzu kommt vor allem im Bereich der Nord- und Ostalpen der introgressive Einfluß seitens *P.alpestris*. Die häufig fixierte Merkmalsausstattung solcher "Übergangsformen" hat letztlich in der taxonomischen Bewertung als Varietät oder Subspezies "*amblyptera*" seinen Niederschlag gefunden.

Mit den *Amara*-Sippen in engem morphologischen und chorologischen Kontakt steht die *P.alpestris*-Teilgruppe. Phylogenetische Anknüpfungspunkte sind am deutlichsten zwischen *P.amarella* und *P.alpestris* sowie zwischen der subsp.*brachyptera* und der subsp.*croatica* gegeben. Das ähnliche ökologische Verhalten, die bestehenden hybridogenen Kontakte lassen ebenso wie die palynologischen Befunde auf eine nähere Beziehung der beiden Teilgruppen schließen. Auch die in den Apuanischen Alpen endemische *P.carueliana* ist wohl diesem Formenkreis zuzuordnen.

Im Hinblick auf die Entstehung der beiden Teilgruppen wäre die Annahme einer diploiden Stammsippe mit östlichem Verbreitungsschwerpunkt in Betracht zu ziehen. Für die Fixierung des Merkmals "Bitterstoff" muß eine mutative Veränderung im Biosyntheseweg der Terpenoide angenommen werden, die bereits vor der Aufspaltung der *Amara*-Teilgruppe anzusetzen wäre.

Diesem + östlich zentrierten Formenkreis steht mit *P.alpina* ein weiterer Oreophyt gegenüber, der durch ein reliktäres, westalpin-pyrenäisches Areal charakterisiert ist. Die ökologische Spezialisierung auf alpine Extremstandorte sprechen ebenso wie der Mangel an Ausbreitungs- und Variationsfähigkeit für ein phylogenetisch hohes Alter dieser Sippe. Für einige solcher in den Alpen isoliert stehender Paläoendemiten wurde der Nachweis erbracht, daß sie sich von mediterranen Stammformen ableiten, die bisweilen als Parallelarten im Tiefland noch erhalten sind. Auch *P.alpina* läßt in einigen Merkmalen enge Beziehungen zu der atlantisch verbreiteten *P.serpyllifolia* erkennen. Es ist durchaus vorstellbar,



daß sich diese rezenten Sippen von einer (vielleicht pyrenäischen) Stammsippe ableiten.

Wesentlich komplexer als in den bisher behandelten Gruppen präsentieren sich die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der *P. vulgaris*-Gruppe. Die Merkmalsausprägung sowie die ökologisch-geographischen Gegebenheiten lassen die Hypothese zu, daß die weitverbreitete und sehr polymorphe Typus-Unterart durch Hybridisierung und Polyploidisierung entstanden ist. Von den rezenten Sippen wäre als ein Elter *P. serpyllifolia* in Betracht zu ziehen, während als zweite Ausgangssippe die Beteiligung der ebenfalls diploiden *P. comosa* oder einer ihr nahestehenden Sippe denkbar wäre. Für diese Annahme spricht zum einen die intermediäre Stellung in einigen morphologischen Merkmalen, zum anderen ihre wesentlich größere ökologische Amplitude.

Ebenfalls zu den tetraploiden Sippen der *P. vulgaris*-Gruppe gehört die subsp. *calliptera*. Die Merkmalsausprägung sowie die ökologischen Ansprüche lassen nähere Beziehungen zur *P. nicaeensis*-Gruppe erkennen. Eine allopolyploide Entstehung ist auch hier nicht auszuschließen. Als gesichert kann aber angenommen werden, daß dieses junge tetraploide Derivat aus den mittelmeernahen Gebieten über den Rhonegraben, den Jura und die Burgundische Pforte in die Oberrheinische Tiefebene eingewandert ist, wo das xerotherme Lokalklima eine Etablierung ermöglichte. Sehr ähnliche großblütige Formen, vermutlich hybridogenen Ursprungs, haben sich auch in den rechts- und linksrheinischen Tälern ausgebreitet.

Die Ähnlichkeit in morphologischen Merkmalen und die Gleichartigkeit der Areale von *P. serpyllifolia* und *P. vulgaris* subsp. *collina* könnte auf eine autopolyploide Entstehung hinweisen. Die Tatsache, daß die atlantisch verbreitete subsp. *collina* Südschweden nicht erreicht hat, läßt auf eine erst in jüngster Zeit erfolgte Ausbreitung schließen (Subatlanticum). Die Besiedelung auch salzhaltiger Böden weist auf eine gewisse Salztoleranz der Sippe hin.

Im Gegensatz zur subsp. *collina* besiedelt die subsp. *oxyptera* ein südöstliches Areal. Das rezente Verbreitungsbild deutet darauf hin, daß diese Sippe postglazial von Südosten eingewandert ist. Aufgrund der engen morphologischen Beziehungen der subsp. *oxyptera* zur subsp. *collina* muß man eine west-östliche Arealaufteilung während des Pleistozäns in Erwägung ziehen. Das Ausweichen in die südwestlichen und südöstlichen



Refugialräume während des Würm-Hochglazials und die damit einhergehende Isolation könnten zur Entstehung dieses Sippenpaares geführt haben. Analoge Beispiele finden wir auch bei *Potentilla alba*/*P. montana* oder bei *Fulmonaria longifolia*/*P. angustifolia*. Die postglaziale Rückwanderung aus den Erhaltungs- bzw. Entstehungszentren hat in jüngster Zeit zu einer teilweisen Arealüberlappung geführt. So sind die Sippen der *P. vulgaris*-Gruppe im Südwestdeutschen Raum durch eine sehr komplexe hybridogene Kontaktzone miteinander verbunden, was in der großen Formenvielfalt zum Ausdruck kommt.

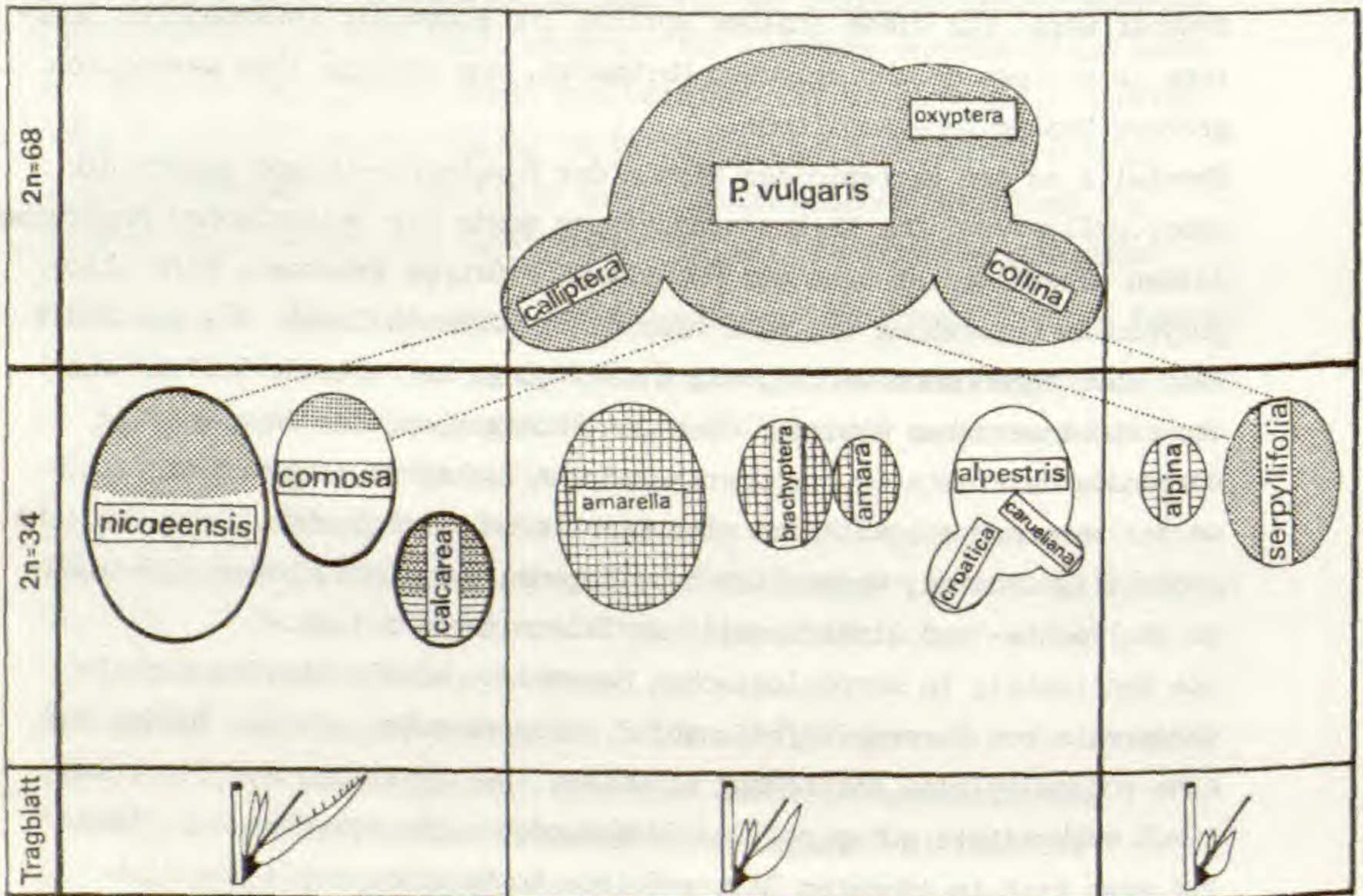


Abb. 82. Schema der morphologischen, zytologischen und vermutlichen verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen der *P. amara-alpestris*-Gruppe und dem *P. vulgaris*-Formenkreis sowie anderer wichtiger Ausgangssippen.

In Abb. 82. sind die vermuteten phylogenetischen Beziehungen in graphischer Form wiedergegeben. Jede Sippe ist durch eine geometrische Figur symbolisiert, wobei die Größe der Fläche in direkter Beziehung



zur Arealausdehnung steht. Die zytologische Differenzierung diploid ( $2n=34$ ) bzw. polyploid ( $2n=68$ ) sowie die Tragblattlänge wurden als Einteilungskriterien gewählt. Alle Sippen mit deutlich geschlossener Flügelnervatur sind durch Rasterdruck gekennzeichnet. Vertikale Schraffuren finden sich bei jenen Sippen, die eine rosettige Beblätterung aufweisen, während horizontale Striche das Vorhandensein von Bitterstoff ausdrücken. Sippen mit sehr langem Elaiosom sind durch dicke Umrahmung hervorgehoben.



## 17. Zusammenfassung

- (1) Die in Mitteleuropa vertretenen Sippen der Gattung *Polygala* lassen sich mehreren sowohl morphologisch als auch zytologisch gut charakterisierten Formenkreisen zuordnen. Als Differentialmerkmale von hohem diagnostischen Wert haben sich im vegetativen Bereich die Wuchsform und Beblätterung erwiesen, während im generativen Bereich der Tragblattlänge, der Flügel nervatur, der Blütenfarbe, der Differenzierung der Samenbehaarung sowie der Elaiosomlänge eine größere Bedeutung zukommt.
- (2) In karyologischer Hinsicht sind alle Sippen der *P. amara*- und *P. alpestris*-Gruppe ebenso wie *P. alpina*, *P. serpyllifolia* und *P. comosa* durch die diploide Chromosomenzahl von  $2n=34$  ausgezeichnet, während sich die Sippen der *P. vulgaris*-Gruppe als einheitlich tetraploid mit  $2n=68$  Chromosomen erwiesen. Entgegen bisheriger Vermutungen wird die Basiszahl  $x=17$  gesichert.
- (3) In gleicher Weise wie die strukturarmen Interphasekerne sind auch die Chromosomen wenig differenziert. In den nur teilweise erfaßbaren Karyotypen kommt vor allem den SAT-Chromosomen eine gewisse Markerfunktion zu. In den Meiose-Unregelmäßigkeiten sind wohl die Ursachen sehr variabler, früherer Chromosomenzählungen zu suchen. Der Vergleich der zytologischen Merkmale mit einigen Vertretern aus der Sektion *Chamaebuxus* zeigt, daß der Karyotypdifferenzierung bei der Beurteilung verwandtschaftlicher Beziehungen eine größere Bedeutung zukommt.
- (4) Fertile Hybriden konnten sowohl zwischen den Sippen der *P. amara*-Gruppe und *P. alpestris*, als auch zwischen den Sippen der *P. vulgaris*-Gruppe nachgewiesen werden. Meioseverlauf und Pollenfertilität (60-95 % Normalpollen) sind kaum beeinträchtigt. Dagegen finden sich keine Anhaltspunkte, die auf einen Genfluß zwischen den Ploidiestufen hinweisen würden.
- (5) Die blütenbiologischen Beobachtungen zeigen, daß die großblütigen Sippen (*P. vulgaris* s.l.) deutlich auf Entomogamie (Hymenopteren, Lepidopteren) ausgerichtet sind, während bei den kleinblütigen Arten (*P. amarella*, *P. alpestris*) überwiegend Selbstbestäubung stattfindet. Diese dominierende Autogamie ist dafür verantwortlich, daß hybridogene Produkte in ihrem Merkmalsbestand fixiert werden. Das Auftreten "stabilisierter Übergangsformen" wäre damit erklärbar.



- (6) Deutlich ausgeprägt ist die Korrelation zwischen Pollengröße und Ploidiestufe.
- (7) Die phytochemischen Untersuchungen zeigen, daß das Merkmal "Bitterstoff" konstant für die *P. amara*-Gruppe ist und zur taxonomischen Klassifizierung herangezogen werden kann. Aus dem Erbverhalten geht hervor, daß dieses Merkmal dominant vererbt wird. Obwohl eine definitive Strukturaufklärung noch aussteht, kann die Zugehörigkeit zu den Terpenoiden (Iridoid?) als gesichert gelten.
- (8) Aus den Versuchen zur Aufhebung der Keimruhe wird deutlich, daß die Keimung einerseits an das Licht gebunden ist, andererseits aber auch einer kalten Stratifikation bedarf. Beide Bedingungen sind durch das Phytohormon Gibberellinsäure ersetzbar.
- (9) Die Problematik der Kultur von Wildpflanzen ist eng mit dem Auftreten einer VA-Mykorrhiza verknüpft. Aus den Kulturversuchen geht hervor, daß vor allem die Merkmale des vegetativen Bereiches einer größeren Modifikabilität unterliegen.
- (10) Der *P. amara* Formenkreis wird in zwei Arten, *P. amara* L. und *P. amarella* CRANTZ gegliedert, erstere Sippe in die Unterarten subsp. *amara* und subsp. *brachyptera* (CHODAT) HAYEK aufgeteilt. Die frühere Annahme verschiedener Chromosomenrassen fand keine Bestätigung. Aus der Keimlingsentwicklung wird deutlich, daß die Rosettenbildung bei allen Sippen gleichartig verläuft.
- (11) Als eigener Sippenkomplex wird die *P. alpestris*-Gruppe behandelt, die sich aus folgenden Taxa zusammensetzt: *P. alpestris* REICHENB. subsp. *alpestris* sowie subsp. *croatica* (CHODAT) HAYEK, *P. carueliana* (A.W. BENN.) BURNAT und *P. angelisii* TEN., wobei der taxonomische Wert letzterer Sippe einer kritischen Überprüfung bedarf.
- (12) Die westalpin-pyrenäisch verbreitete *P. alpina* (POIRET) STEUDEL stellt eine Reliktsippe dar, die nähere Beziehungen zur atlantisch verbreiteten *P. serpyllifolia* HOSE erkennen läßt. Sie leiten sich vermutlich von einer gemeinsamen Stammsippe ab.
- (13) *P. comosa* SCHKUHR läßt sich aufgrund wichtiger Differentialmerkmale (Tragblatt, Blütenfarbe, Elaiosomlänge) dem im Mediterrangebiet zentrierten *P. nicaeensis*-Formenkreis anschließen.



- (14) *P. vulgaris* L. wurde in vier Unterarten gegliedert: subsp. *vulgaris*, subsp. *calliptera* (LE GRAND) ROUY & FOUC., subsp. *oxyptera* (REICHENB.) DETHARD. und subsp. *collina* (REICHENB.) BORBAS. Die teilweise sympatrisch verbreiteten Sippen sind sowohl ökologisch (basische/saure Substrate) als auch blütenbiologisch (fakultative Autogamie, unterschiedliche Blütenfarbe) weitgehend isoliert. Für die vermutlich polytop entstandenen Sippen werden Allopolyploidisierungs-Vorgänge angenommen. Eine Beteiligung der diploiden *P. serpyllifolia* sowie *P. comosa*-ähnlicher Ausgangssippen werden in Erwägung gezogen.
- (15) Aufgrund der morphologischen, zytologischen und phytochemischen Untersuchungsergebnisse läßt sich die raum-zeitliche Entfaltung dieses "jungen" Polyploidkomplexes wie folgt zusammenfassen: Die divergente Primärdifferenzierung auf der Diploidstufe führte einerseits zu ausgesprochen oreophytischen Teilgruppen (*P. amara*- und *P. alpestris*-Gruppe), andererseits entstanden im Mediterrangebiet zahlreiche Xerophyten (*P. nicaeensis-comosa*-Gruppe), denen typisch ozeanische Elemente (*P. serpyllifolia* und *P. calcarea*) gegenüberstehen. Von letztgenannten Gruppen ausgehend wurden in geologisch jüngerer Zeit durch Polyploidisierung die Sippen der *P. vulgaris*-Gruppe aufgebaut.



## 18. Summary

- (1) The middle European races of the *Polygala* genus can be assigned to various not only morphologically but also cytologically well characterized groups. Morphological characters of great diagnostic importance in the vegetative range are based upon growth-form and foliation, whereas in the generative range the length of bract, venation of wing sepals, flower colour, differentiation of seedhair-covering, as well as the length of elaiosom are of great significance.
- (2) Concerning the karyology all races of the *P. amara*- and *P. alpestris*-group are as well as *P. alpina*, *P. serpyllifolia* and *P. comosa* characterized by the diploid chromosome number  $2n=34$ , whereas the races of the *P. vulgaris*-group are uniform tetraploid with  $2n=68$  chromosomes. Contrary to prevailing assumption the basic number of  $x=17$  is ensured.
- (3) As well as the interphase nuclei the chromosomes are not differentiated much. In the partly analysable karyotypes especially the SAT-chromosomes are significant markers. The reason in variation of previous chromosome counts is probably caused by meiosis-irregularities. The comparison of cytological characters with some representatives of Section *Chamaebuxus* shows that in karyotype-differentiation a criterion for better understanding of relationships exists.
- (4) Fertile hybrids were ascertained not only between the races of the *P. amara*-group and *P. alpestris* but also between the races of the *P. vulgaris*-group. The process of meiosis and pollenfertility (60-95 % normal pollen) are almost free from interference. On the contrary there are no essential points that give evidence to a gene-flow between the ploidy-levels.
- (5) The flowering observations show that large-flowering races (*P. vulgaris* s.l.) are especially adapted to entomogamy, whereas the small-flowering species (*P. amarella*, *P. alpestris*) are specialized predominantly on self-pollination. The prevailing autogamy is responsible for the conservation of characters in hybrids. The occurrence of "transition-forms" may be explained in this way.



- (6) The correlation between pollensize and ploidy level is distinctly marked.
- (7) The phytochemical investigations show that the character "bitter principle" is constant for the *P. amara*-group and can be used for taxonomic classification. This character is inherited dominantly. Although a definite structural formula is outstanding the relationship to the terpenoids (iridoid ?) is beyond doubt.
- (8) The experiments upon breaking up the seed-dormancy have demonstrated that germination is on the one hand combined with light; on the other hand a cold stratification is necessary. Both conditions are replaceable by the phytohormon Gibberellic-Acid.
- (9) The problem of cultivating wild plants is closely connected with the occurrence of a VA-mycorrhiza. The cultivation experiments show that especially the characters of the vegetative range are characterized by a higher modificability.
- (10) The *P. amara*-group is divided into two species, *P. amara* L. and *P. amarella* CRANTZ; the first named again divided into subsp. *amara* and subsp. *brachyptera* (CHODAT) HAYEK. There was no confirmation for the former assumption of diverse chromosomal races. The observations of the course of development of seedlings show that the formation of leave-rosettes is of the same kind.
- (11) The *P. alpestris*-group is treated as a group itself, which is composed of the following taxa: *P. alpestris* REICHENB. subsp. *alpestris* and subsp. *croatica* (CHODAT) HAYEK, *P. carueliana* (A.W. BENN.) BURNAT and *P. angelisii* TEN.; the taxonomical value of the latter species requiring a critical examination, however.
- (12) *P. alpina* (POIRET) STEUDEL represents a relict race with a distribution in the western Alps and in the Pyrenees. There are connections to *P. serpyllifolia*, distributed in the atlantic regions. Both species are probably derivable from a common ancestral stock.



- (13) In consequence of important diagnostic characters (length of bract, flower colour, length of elaiosom) *P. comosa* SCHKUHR is included in the *P. nicaeensis*-group which is centred in the mediterranean area.
- (14) *P. vulgaris* has been divided into four subspecies: subsp. *vulgaris*, subsp. *calliptera* (LE GRAND) ROUY & FOUC., subsp. *oxyptera* (REICHENB.) DETHARD. and subsp. *collina* (REICHENB.) BORBAS. The partly sympatric distributed races are isolated to a large extent not only ecologically (basic/acid soil) but also with regard to flowering biology (facultative autogamy, different flower colour). For the probably polytopic origin of the races allopolyploidy is supposed. The participation of the diploid *P. serpyllifolia* as well as *P. comosa*-like initial forms are taken into consideration.
- (15) On account of morphological, cytological and phytochemical results of investigation the phylogeny of this "young" polyploid-complex can be summarized as follows: the divergent primary differentiation on the diploid level produced on the one hand predominantly oreophytic groups (*P. amara*- and *P. alpestris*-group), on the other hand numerous xerophytic races (*P. nicaeensis-comosa* group) originated in the mediterranean area. Opposite to these, typical ozeanic elements (*P. serpyllifolia*, *P. calcarea*) evolved. Taking its rise from last named groups in geologically younger periods the races of the *P. vulgaris*-group were developed by polyploidy.



## 19. Literaturverzeichnis

- ANDERSON, E., 1949: Introgressive Hybridisation. New York.
- ASCHERSON, P. & GRAEBNER, P., 1929: Synopsis der Mitteleuropäischen Flora 5,4: 307-388.
- BABCOCK, E.B., 1947: The genus *Crepis*. Univ.Calif.Publ.Bot.21: 1-198; 22: 199-1030.
- BACKSAY, L., 1956: Cytotaxonomical studies on the flora of Hungary. Ann.Hist.Nat.Mus.Nat.Hung. 7: 321-334.
- BENNETT, A.W., 1878: Conspectus Polygalarum Europaeorum. Jour.Bot. 16: 241-246; 266-282.
- BORBAS, v.V., 1892: in KOCH's Synopsis der Deutschen und Schweizer Flora 1: 230-262.
- BOULLARD, B., 1953: Les champignons endophytes des Cornacées. Bull.Soc.Bot.Fr. 100: 150-2.
- BRESINSKY, A., 1963: Bau, Entwicklungsgeschichte und Inhaltsstoffe der Elaiosomen. Biblioth.Bot. 126: 1-54.
- CHODAT, R., 1889: Révision et critique des *Polygala* Suisses. Bull. Soc.Bot. Genève 5: 124-185.
- CHODAT, R., 1893: Monographia Polygalacearum. Mem.Soc.Phys.Hist.Nat. Genève 31,2: 1-500.
- CHODAT, R. & RODRIGUE, A., 1893: Le Tégument séminal des Polygalacées. Bull.Herb.Boissier 1: 197-202.
- CHODAT, R., 1897: Polygalaceae, in Engler-Prantl, die natürlichen Pflanzenfamilien 3,4: 323-345.
- CHRTEK, J., 1962: Der Verlauf der Nervatur in den Kronblättern bzw. Kronen der Dikotyledonen. Novit.Bot.Delect.Seminum Horti.Bot. Univ.Carol.Prag. 1962: 3-10.
- CHRTEK, J., DAUMANN, E. et al., 1970: Terminologie der Leitbündelanordnung in den Kronblättern der Dikotyledonen. Preslia 42: 304-316.
- DAHLGREN, R.M.T., 1980: A revised system of classification of the Angiosperms. Journ.Linn.Soc.(Bot.) 80: 91-124.
- DE CANDOLLE, A.P. & LAMARCK, J.P., 1815: Flore Française 5,6: 386-387.
- EHRENDORFER, F., 1962: Cytotaxonomische Beiträge zur Genese der mitteleuropäischen Flora. Ber.Deutsch.Bot.Ges. 75,5: 137-152.
- EHRENDORFER, F., 1963: Cytologie, Taxonomie und Evolution bei Samenpflanzen. Vistas in Botany 4: 99-186.



- EHRENDORFER, F., 1970: Mediterran-mitteleuropäische Florenbeziehungen im Lichte zytotaxonomischer Befunde. Fedd.Rep. 81: 3-32.
- ERDTMAN, G., 1952 und 1966: Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm, New York.
- FEARN, G.M., 1974: Variation of *Polygala amarella* CRANTZ in Britain. *Watsonia* 10: 371-383.
- FOCKE, W.O., 1884: Kulturversuche mit Pflanzen der Inseln und der Küste. Abh.naturwiss.Vereine Bremen 4: 278.
- FÖRSTER, E., 1968: Die südniedersächsischen *Polygala*-Arten. Göttinger Florist.Rundbr. 2: 6-9.
- FREIBERG, W., 1911: Die *Polygalaceen* der Rheinprovinz. Verh.Naturhist. Vereines Preuss. Rheinl.Westfalens 67: 405-423.
- FROHNE, D. & JENSEEN, U., 1973: Systematik des Pflanzenreiches. 305 S. Stuttgart.
- GLENDINNING, D.R., 1954: British *Polygala* species. Proc.Bot.Soc.Brit. Isles 1: 259-260.
- GLENDINNING, D.R., 1955: La cytologie de *Polygala chamaebuxus* L.Bull. Soc.Neuchâteloise Sci.Nat. 72: 161-167.
- GLENDINNING, D.R., 1960: Cytology of *Polygala*. Nature 188: 604-605.
- GOTTSCHALK, W., 1976: Die Bedeutung der Polyploidie für die Evolution der Pflanzen. 501 S., Stuttgart.
- GRENIER, M. et GODRON, M., 1848: Flore de France 1: 194-199.
- HARLEY, J.L., 1972: The Biology of Mycorrhiza. 334 S., London.
- HAUSSKNECHT, C., 1892: Über einige *Polygala*-Arten. Mitt.Thüring.Bot. Vereines 1: 35-43.
- HEGI, G., 1925: Illustrierte Flora von Mitteleuropa 5,1: 86-113.
- HEGNAUER, R., 1973: Chemotaxonomie der Pflanzen 5: 352-360.
- HEINRICHER, E., 1900: Unsere einheimischen *Polygala*-Arten sind keine Schmarotzer. Ber. Naturwiss.-Med. Vereines Innsbruck 26: 10.
- HESS, D., 1972: Pflanzenphysiologie. 373 S., Stuttgart.
- HESS, H.E., LANDOLT, E. & HIRZEL, R., 1970: Flora der Schweiz 2: 644-649.
- HOLDHAUS, K., 1954: Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. Abh. Zool.-Bot.Ges.Wien 18.
- HOLZNER, G. & NÄGELE, F., 1905: Die bayerischen *Polygalaceen*. Ber.Bayer. Bot.Ges. 10: 3-29.
- HULTEN, E., 1971: Atlas of the distribution of vascular plants in northwest Europe. 531 S., Stockholm.



- JACKSON, B.D., 1912: Index to the Linnean Herbarium with indication to the types of species marked by C.Linné. Proc.Linn.Soc.152 S., London.
- JAUCH, B., 1918: Quelques points de l'anatomie et de la biologie des Polygalacées. Bull.Soc.Bot. Genève 10: 47-84.
- JAVORKA, S. 1924: Magyar Flora 1: 674-678.
- KINZEL, W., 1913: Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung. Stuttgart.
- KNUTH, P., 1898: Handbuch der Blütenbiologie 2: 150-153.
- KRAL, M., 1974: Two new species for the Carpathians: *Polygala alpina* (POIRET) STEUDEL and *Sedum Kostovii* STEFANOV. Preslia 46: 264-265.
- LARSEN, K., 1956: Chromosome studies in some Mediterranean and South European flowering plants. Bot.Not. 109: 293-307.
- LARSEN, K., 1959: On the cytological pattern of the genus *Polygala*. Bot.Not. 112: 369-371.
- LEINFLLNER, W., 1972: Zur Morphologie des Gynözeums der Polygalaceen. Österr.Bot.Zeitschr. 120: 51-76.
- LEVAN, A., FREDGA, K. & SANDBERG, A.A., 1964: Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas 52: 201-220.
- LEWIS, W.H. & DAVIS, S.A., 1962: Cytological observations of *Polygala* in Eastern North America. Rhodora 64: 102-113.
- LÖVE, A. & LÖVE, D., 1944: Cytotaxonomical studies on Boreal plants III. Some new chromosome numbers of Skandinavian plants. Ark.Bot. 31: 1-22.
- LÖVE, A. & LÖVE, D., 1961: Chromosome numbers of central and northwest European plant species. Op.Bot. 5: 1-581.
- MALECKA, J., 1980: Further studies in chromosome numbers of Polish Angiosperms XIV. Acta Biol.Cracov.Ser.Bot. 22,2: 139.
- MATTICK, E., 1950: in TISCHLER, G., die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas.'s-Gravenhage.
- MELZER, H., 1965: Neues zur Flora der Steiermark VIII. Mitt.Naturw. Ver. Steiermark 95: 144-145.
- MERXMÜLLER, H., 1952-54: Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen. Jahrb.Ver.Schutz Alpenpfl. 17: 96-133; 18: 135-158; 19: 97-139.
- MERXMÜLLER, H., 1958: Cytotaxonomische Probleme der Alpenflora. Upps. Univ.Arsskr. 6: 200-209.



- MERXMÜLLER, H. & HEUBL, G., 1983: Karyologische und palynologische Studien zur Verwandtschaft der *Polygala chamaebuxus* L. Bot. Helv. 93, 2 : 133-144.
- MILBY, T.H., 1976: Studies on the floral anatomy of *Polygala* (Polygalaceae). Am. J. Bot. 63: 1319-1326.
- MEUSEL, H., JÄGER, E. & WEINERT, E., 1965: Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. 1. Jena.
- MEUSEL, H., JÄGER, E., RAUSCHERT, S. & WEINERT, E., 1978: Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. 2. Text und Karten. Jena.
- MÜLLER, H., 1873: Die Befruchtung der Blumen durch Insekten. Leipzig.
- MCNEILL, J., 1968: Taxonomic and nomenclatural notes on *Polygala* in Europe. Fedd. Rep. 79, 2: 23-34.
- MCNEILL, J., 1968: Polygalaceae in TUTIN, T.G., HEYWOOD, V.A., et al. Flora Europaea 2: 231-236.
- NICKLFELD, H., 1972: Der niederösterreichische Alpenostrand - ein Glazialrefugium montaner Pflanzensippen. Ber. Bayer. Bot. Ges. 37: 43-90.
- OBERDORFER, E., 1983: Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süddeutschland. Stuttgart.
- PAIVA, J.A.R. & ALVES, M.C., 1973: Cytology of *Polygala* from Angola. Bol. Soc. Brot. 47: 37-62.
- PARLATORE, F. & CARUEL, T., 1890: Flora italiana 9: 93-120.
- PAWLOWSKI, B., 1958: De *Polygalis polonicis* annotationes criticae. Fragm. Flor. Geobot. 3: 35-68.
- PIGNATTI, S., 1982: Flora d'Italia 2: 57-63.
- REICHENBACH, H.G.L., 1823: Iconographia botanica seu Plantae criticae 1: 23-28.
- REICHENBACH, H.G., 1858: Icones Florae Germanicae et Helveticae 18: 88-92.
- RODRIGUE, A., 1893: Recherches sur la structure du tégument séminal des Polygalacees. Bull. Herb. Boissier 1: 450-463.
- ROTHMALER, W., 1976: Exkursionsflora. Kritischer Band. 811 S., Berlin.
- ROUY, G. & FOUCAUD, J., 1896: Flore de France 3: 60-83.
- SCHMEIL, O. & FITSCHEN, J., 1982: Flora von Deutschland und seinen angrenzenden Gebieten. Heidelberg.



- SCHUR, J.F., 1866: Enumeratio plantarum Transsilvaniae. Wien.
- SKALINSKA, M., CZAPIK, R., PIOTROWICZ, M. & al. Further studies in chromosome numbers of Polish Angiosperms (Dicotyledons). Acta.Soc.Bot.Pol. 28: 487-529.
- SORSA, V., 1950: Chromosomenzahlen finnischer Kormophyten II. Ann.Acad. Sci.Fenn. 68: 1-14.
- STAFLEU, F.A. et al., 1983: International Code of Botanical Nomenclature. 472 S., Utrecht.
- STAHL, E., 1900: Der Sinn der Mykorrhizenbildung. Jahrb.wiss.Bot. 34: 550.
- STEBBINS, G.L., 1971: Chromosomal evolution in higher plants. 216 S., London.
- THOLL, B., 1982: Der Formenkreis der *Polygala vulgaris* im Saarland. 1-93. (unpubl.)
- VERKERKE, S.C. & BOUMAN, F., 1980: Ovule ontogeny and its relation to seed-coat structure in some species of *Polygala* (Polygalaceae). Bot.Gaz. 141,3: 277-282.
- WULFF, H.D., 1938: Chromosomenstudien an der Schleswig-holsteinischen Angiospermen-Flora II. Ber.Deutsch.Bot.Ges. 56: 247-254.
- ZOLYOMI, B., 1953: Die Entwicklungsgeschichte der Vegetation Ungarns seit dem letzten Interglazial. Acta.Biol.Acad.Scient.Hung. 4: 367-430.